

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Е. С. Преображенская

**ЭКОЛОГИЯ
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ
ПРИВЕТЛУЖЬЯ**



Москва

1998

УДК 598.8; 574.4

Экология воробьиных птиц Приветлужья / Е.С. Преображенская. - Москва: KMK Scientific Press Ltd. 1998. 200 с. ISBN 5-87317-058-4

В книге на примере воробьиных птиц Ветлужско-унженской низменности рассматривается формирование птичьего населения в динамичной среде. Местообитания птиц представлены как система сообществ, связанных между собой сукцессионными сменами. Подробно описано пространственное распределение (на двух уровнях - биотопическое распределение и использование элементов среды внутри биотопа во время разных типов активности). Особое внимание уделено кормовому поведению. Анализируются закономерности формирования сообществ воробьиных птиц и механизмы, ограничивающие распределение видов по местообитаниям. Рассмотрена пространственная неоднородность птичьего населения и особенности его динамики в различных рядах сукцессии растительности.

Книга предназначена для специалистов в области орнитологии, биоценологии и охраны природы.

Табл. 56. Ил. 25. Библиогр.: 115 назв.

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор Ю.С. Равкин

кандидат биологических наук А. А. Вахрушев

Сдано в набор 1 1.10.98, Подписано в печать 15.12.98.

Формат 60х90/16. Объем 12,5 уч. изд. листов.

Печать офсетная. Бумага офсетная №1. Гарнитура Журнальная.

Тираж 300 экземпляров. Отпечатано фирмой "Полтекс".

1БВЫ 5-87317-058-4

"Товарищество научных изданий КМК"

111531, Москва, Шоссе Энтузиастов-100-5-56

ЛР № 070831 от 14.04.98

ВВЕДЕНИЕ

Исследования пространственного (биотопического) распределения полномочных служат отправной точкой для работы в двух направлениях – аутэкологическом и синэкологическом. С одной стороны, с описания биотопического распределения начинается обычно изучение экологии видов, с другой – анализ населения животных, в котором рассматриваются видовое разнообразие, суммарная численность видов и другие обобщающие характеристики. Биотопическая изменчивость численности отражает все остальные видовые особенности, показывая набор условий среды, в которых вид может существовать, и одновременно дает представление о *то* значимости в экосистемах.

Биотопическое распределение и численность основных видов птиц лесной зоны Европейской России изучены достаточно подробно. Приуроченная изменчивость с этой точки зрения сравнительно мало исследована (Будниченко, 1974). Однако, сведения по численности и распределению заселяющих ее видов представлены в литературе по сопредельным лесным регионам России (Мальчевский, Пукинский, 1983; Птушенко, Иноземцев, 1968; Птицы Волжско-Камского края, 1978 и др.).

В то же время, вопрос о причинах и механизмах, формирующих биотопическое распределение и численность конкретных видов, обычно представляет значительные трудности. В первую очередь использование видом определенных местообитаний принято связывать с количеством корма. Однако известно, что видовой состав кормовых объектов большинства воробьиных птиц очень разнообразен и меняется в зависимости от биотопа, сезона и других особенностей среды. Основная часть воробьиных птиц адаптирована не столько к виду кормовых объектов, сколько к месту и способу охоты. Биотопическое распределение видов в значительной степени определяется присутствием тех элементов или особенностей в строении местообитания, которые позволяют птицам охотиться характерными для них способами. Иными словами, птицы живут там, где, в первую очередь, им удобно охотиться. За счет этого большинство видов воробьиных обнаруживает более или менее тесную связь с определенными типами растительности.

Основная часть растительных сообществ не остается постоянной во времени, непрерывно подвергаясь сукцессионным сменам и нарушениям. Особенно заметно это в наше время, когда к естественным нарушениям и сменам добавляется массовая антропогенная трансформация местообитаний. Традиционно сукцессии населения птиц изучают путем прослеживания его изменений в рядах сменяющих друг друга растительных сообществ. Для понимания общей картины изменения орнитоценозов в определенном районе при трансформации его местообитаний эти данные чрезвычайно ценны, но недостаточны. Представим себе, например, растительность средней и южной тайги европейской России. За последние полстолетия темныхвойные леса были здесь практически полностью

сведены путем концентрированных рубок. В ходе лесоразработок место темной хвойного леса вначале занимает открытая вырубка (мохово-кустарничковая пустошь). Через 3-5 лет она обычно сменяется молодняками из мелколиственных пород деревьев или сосны, а через 30—40 лет здесь уже взрослый вторичный лес. Состав птичьего населения за это время претерпевает значительные изменения 3-4 раза. Птицы, чьи основные местообитания на большой площади исчезли, могут искать такую же растительность в другом месте; могут переселиться в иные, пессимальные варианты биотопов, в чем-то аналогичные для них прежним; могут перейти к обитанию в совершенно иных сообществах. Изменчивость экологических особенностей видов птиц видна из хорошо известных примеров с большой синицей, научившейся открывать молочные бутылки, используя свою природную способность к расклеиванию и добыче скрытых кормовых объектов; из примеров с лазоревкой и черным дроздом, которые в массе стали городскими видами и многих других.

Таким образом, возникает вопрос о степени жесткости связи видов птиц с определенными биоценозами. Для ответа на этот вопрос необходимо знать, какие именно элементы среды используются птицами, какие из них являются критическими и каков механизм их действия. Эти исследования тесно соприкасаются с проблемой разнообразия и структуры сообществ сходных видов, широко обсуждавшейся экологами в последнее двадцатилетие.

В этой книге рассмотрено формирование биотопического распределения птиц и птичьего населения в динамичной среде. Для этого различные местообитания птиц мы представили как систему сообществ, связанных между собой сукцессионными сменами растительности. Чтобы выявить закономерности формирования биотопического распределения видов, мы проанализировали особенности использования элементов растительности во время разных видов активности. Основное внимание при этом было уделено кормовому поведению птиц. Учитывая обширность и многоплановость проблемы, мы ограничили работу одним конкретным регионом. В связи с этим мы не проводили географических сравнений, считая их делом будущего.

Поставленная задача исследований - изучение формирования населения птиц в связи с динамикой растительности — была сформулирована не сразу. В исследованиях экологии воробьиных птиц Приветлужья мы прошли за 15 лет "полный круг" от общей характеристики птичьего населения ко все более детальному изучению видового пространственного распределения и экологии, и обратно — к анализу населения, как многовидового комплекса. Изучение птиц сочеталось с анализом растительности региона, которая рассматривалась как динамическая система.

Как и многие исследователи, автор начинал орнитологическую работу с учетов. В Приветлужье задачи исследований вначале были в основном географические: оценка пространственной неоднородности птичьего населения и сравнение ее особенностей с другими лесными регионами.

Поэтому в первые годы работы проводились по схеме, разработанной Ю.С. Равкиным и широко применяющейся российскими орнитологами (Равкин, 1973, 1978, 1984; Равкин, Лукьянова, 1976; Вартапетов, 1985; Цыбулин, 1985; Пространственно-временная динамика животного населения, 1985 и др.). Было охарактеризовано птичье население 15 типов местообитаний птиц ранга ландшафтных урочищ или растительных формаций: различные леса, гари, луга, агроценозы, поселки и т. д., рассмотрена сезонная и межгодовая изменчивость (Преображенская, 1982, 1985). Три года полевой работы убедили нас в том, что такой способ анализа удобен для географического сравнения населения птиц в среднем и мелком масштабе, но недостаточно подробен для видового экологического анализа. Простого наблюдения достаточно, чтобы понять, что такие местообитания для большинства видов неоднородны.

Выделение и описание местообитаний птиц всегда опирается на какую-то классификацию фитоценозов, биогеоценозов или ландшафтных единиц. Орнитологи, работающие в поле, хорошо знают, насколько тесно связаны воробьиные птицы с определенными вариантами растительности. Охватывая взглядом участок местности в незнакомом районе, можно еще до начала наблюдений или учета с высокой точностью предсказать, кого мы здесь встретим, “чей это биотоп”. Многие орнитологи, хорошо знающие птиц региона, в котором они работают, способны делать такие “предсказания”, обучая студентов или просто для собственного удовольствия. В то же время перейти от такого “пейзажного” представления к выделению типов местообитаний птиц, не потеряв при этом информации, оказывается не просто. Особенно сложно учесть требования различных видов, поскольку в формировании их стереотипов местообитания могут участвовать совершенно разные черты растительности.

Задача сравнения между собой биотопических ареалов разных видов птиц выдвигает два требования, при выполнении которых возникают трудности. Во-первых, необходимо выделение минимальной типологической единицы местообитания. Она должна быть однородной для всех изучаемых видов, хотя бы на качественном уровне. То есть, в одно местообитание не должны входить участки, где вид может обитать и где не может, а лучше — оптимальные и пессимальные. Избежать навязывания птицам ботанических, географических или иных подобных границ настолько трудно, что возникает желание вообще отказаться от выделения биотопов. Для этого предлагается проводить сплошное картирование птичьего населения и затем сопоставлять его изменчивость с изменчивостью различных факторов среды, также измеренных “сплошь”. Однако, этот метод чрезвычайно трудоемок и содержит опасность пропустить значимые факторы в том случае, если сравнение будет проводиться механически. Мы использовали иной способ, о котором будет сказано ниже. Второе требование — необходимость исследовать все основные варианты биотопов, которые предоставляет птицам среда. Сравнение биотопических спектров будет некорректным, если, например, оптимальные для каких-то видов местообитания

окажутся пропущенными.

Поставив задачу сравнения между собой биотопических ареалов разных видов птиц, мы в несколько раз увеличили число типов местообитаний. При выделении местообитаний мы опирались на сходство преобладающих видов в каждом ярусе растительности, ее физиономические черты и наличие видов-индикаторов в тех случаях, когда предыдущие признаки недостаточны для определения места фитоценоза в системе сукцессионных рядов. Для динамической интерпретации растительности использована концепция сукцессионных систем С.М. Разумовского (1981). Первоначально выбор этого подхода был определен тем, что исследователи-ботаники, пользующиеся им, работали в Приветлужье одновременно с нами. Никакой другой классификацией растительности, с такой же подробностью описывающей район работ, мы не располагали. Однако выбор этот оказался, на наш взгляд, чрезвычайно удачным. Хотя, воспользовавшись иным способом анализа растительности, мы, скорее всего, в конце концов пришли бы к выявлению тех же закономерностей пространственной организации орнитоценозов.

Согласно взглядам С.М. Разумовского, растительность представляет собой динамическую систему, в которой ассоциации сменяют друг друга, изменяя среду своего существования (почву, микроклимат, водный режим) в сторону устойчивого климаксного состояния. Различные нарушения, природные и антропогенные, действуют в обратную сторону, уничтожая работу растительного покрова. Облик растительности района формируется при постоянном противодействии сукцессионных тенденций биоценозов и влияния внешних нарушений, как естественных (работа рек, пожары, ветровал и т.п.), так и антропогенных. Каждый участок растительности района, исключая агроценозы, можно представить как ту или иную стадию одного из рядов сукцессионной системы.

Сукцессионная схема как основа для выделения местообитаний птиц дала нам ряд преимуществ. Во первых, она позволила оценить полноту представленности в выборке различных вариантов растительности района работ и добиться ее максимального значения. Во-вторых, разные типы местообитаний птиц — от лугов и болот до лесов различного состава - удалось объединить в систему. При этом учитывались одновременно тенденции экогенетического развития растительности (первичной сукцессии от ранних стадий зарастания водоемов, болот, песков и т. п. до поздних лесных стадий) и демулационные смены (вторичная сукцессия) после вырубков и пожаров. Такая систематизация существенно помогла при осмыслении материала. В-третьих, обозначая место растительного выдела в сукцессионной системе, мы отражаем целый комплекс его свойств. Особенно сукцессионной динамики фитоценозов тесно связаны со скоростью биологического круговорота вещества в разных сообществах. Поэтому в классификации отражается продуктивность фитоценоза и, соответственно, плодородие почв и увлажнение, от которых она в первую очередь зависит. С динамическим состоянием фитоценоза связаны такие показатели,

как возраст древостоя, наличие подроста и подлеска, обилие валежника и сухостоя. Продуктивность фитоценоза определяет мощность травяного покрова, структуру слагающих его растений, особенности древесного яруса (сомкнутость, высоту). Сочетая всю эту информацию с составом преобладающих видов растений, мы получаем достаточно полное представление об условиях местообитания.

В своем анализе мы ограничились массовыми видами мелких воробьиных птиц, связанными с естественными растительными сообществами. Исключены из анализа синантропы, все врановые, ласточки и некоторые малочисленные виды птиц.

Дробя и модифицируя классификацию биотопов в соответствии с экологическими требованиями воробьиных птиц, мы смогли в конце концов добиться, по крайней мере, качественной однородности типов местообитаний. То есть, выдел местообитания, как правило, не включал одновременно участков, пригодных и непригодных для большинства видов. Однако, добиться однородности одновременно для всех видов оказалось практически невозможно. Так, часть видов приурочена к опушкам, часть — к полянам среди влажнотравных лесов, которые слишком малы для выделения в отдельный биотоп, и т.п. Кроме того, утверждение об однородности нуждается в проверке. Самым эффективным способом такой проверки нам представился анализ использования птицами элементов среды. От учетов мы перешли к количественным наблюдениям за поведением птиц. Выяснив, что именно птица использует, в чем нуждается, мы смогли сопоставить набор требований к среде с тем, что предоставляют различные местообитания. Условием успешности этой процедуры послужил а стереотипность поведения мелких воробьиных птиц и его связь с морфологическими особенностями видов (Промптов, 1956).

Выяснив в общих чертах, какие элементы и особенности среды определяют биотопическое распределение видов, мы попытались углубить исследование и разобраться, каким образом эти "решающие" черты местообитаний влияют на успешность кормодобывания и размножения птиц. Для этого мы выбрали несколько модельных видов и рассмотрели, как реализуются их экологические особенности в разных биотопах — оптимальных, со средней благоприятностью, пессимальных.

Анализ использования птицами элементов среды позволил подойти к решению вопроса о приспособленности видов к отдельным фитоценозам. Кроме того, он дал материал для оценки пространственных ниш видов и их компоновки в сообществах.

В последней части работы рассмотрены сукцессии населения воробьиных птиц и его пространственная неоднородность. Благодаря предыдущему анализу распределения видов и особенностей компоновки сообществ мы смогли выделить две компоненты населения птиц — это "ядро", состоящее из предпочитающих местообитание птиц — тех, для которых его условия оптимальны, и "периферическая часть" — "чужие" виды, находящиеся в пессимуме. Соотношение этих двух частей оказалось в разных

местообитаниях различным.

Динамическая классификация фитоценозов позволила нам оценить роль среднего нормального времени их существования для населения птиц. Этот фактор, который при изучении пространственной неоднородности птичьего населения обычно не рассматривается, представляется нам немаловажным.

Таким образом, в настоящей работе представлены различные уровни рассмотрения особенностей использования пространства у воробьиных птиц. Какие местообитания заселяют массовые виды Приветлужья? Какие элементы среды они при этом используют? Можно ли выделить общие для видов закономерности в использовании макро- и микроместообитаний? Каким образом особенности растительности влияют на различную благоприятность местообитаний для вида? И, наконец, по какому принципу из видов формируются орнитоценозы и как виды при этом делят между собой ресурсы? Более или менее исчерпывающие ответы на эти вопросы можно найти в литературе. Однако нам представляется, что рассмотрение их в комплексе на примере птиц конкретного региона дает новую интересную информацию.

Автору никогда не удалось бы собрать и обработать такой обширный материал, если бы в работе не принимали активное участие школьники и студенты - члены биологического кружка Дарвиновского музея г. Москвы. В течение всего периода исследований они проходили практику на Костромской биостанции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Совместно с автором и под его руководством они проводили наблюдения и учеты, обрабатывали материалы и составляли отчеты. Многие из участников работы давно уже стали самостоятельными исследователями, а лучшие из "юннатских" работ нашли отражение в статьях и тезисах докладов. Здесь я могу перечислить лишь самых активных участников работы.

В проведении учетов принимали участие Ю. Буйволов, И. Губенко, И. Залесов, Б. Борисов, Б. Хасанов, В. Слудкевич, Н. Лазарева, П. Поршнев, Е. Стопалова, С. Булдаков, Г. Дикер. Наблюдения за поведением птиц проводили М. Баева, В. Чижман, Д. Андреев, А. Преображенская (птицы открытых местообитаний); К. Панов, О. Судариков, Е. Стопалова (птицы сосняков и вязово-ольховых лесов), А. Чанышев, А. Соколов (птицы смешанного леса); А. Кривченко, О. Бар-диан, М. Орлова, Н. Аулова, А. Краюшкина, М. Солодовников. В организации наблюдений и отработке методик принимали участие А. Боголюбов, Е. Зыбайло, Г. Данильцев. Особенности кормового поведения пеночек и распределение ресурсов между ними изучали У. Украинская, Н. Лазарева, М. Анохин. Разделение экологических ниш дроздов исследовали А. Губин, И. Губенко, динамику поселений пеночки-трещотки — Н. Румянцев, И. Аулова, А. Краюшкина. О. Бардиан, М. Орлова, Н. Аулова, А. Краюшкина изучали изменчивость кормового поведения зяблика. Исследования экологии мухоловки-пеструшки проведены при активном участии Е. Андриановой, Т. Пучко, Д. Засько, М. Бокова, А. Бахшияна, А. Преобра-

женской.

Значительная часть данных по кормовому поведению птиц была собрана в процессе совместной работы с группой американских исследователей из центра изучения перелетных птиц Смитсоновского института, работавших на Костромской биостанции летом 1995 г. В состав группы входили Р. Гринберг (руководитель), Дж. Стерлинг, Р. Хоуер и Т. Эстерли. В наблюдениях участвовали также студенты и школьники из кружка Дарвиновского музея: А. Савин, Титков, М. Солодовников, Н. Серкова, А. Панков под руководством автора. Финансирование работы осуществлялось за счет средств американского фонда "PEW Charitable Trust program for fellowships in biodiversity Conservation".

В работе над рукописью значительную помощь оказали О.В. Бурский, А.А. Вахрушев и Ю.С. Равкин, внимательно просмотревшие текст и сделавшие ряд ценных замечаний.

Автор искренне признателен всем участникам работ и коллегам, оказавшим помощь в написании книги.

Глава 1

РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований и особенности его растительности

Обследованная территория расположена в восточной части Костромской области, в Мантуровском и Макарьевском районах (58° 14' с.ш., 44° 25' в.д.). Ключевой участок занимает примерно 10-километровый отрезок вдоль р. Унжи (в 30 км к западу от г. Мантурово) и имеет в ширину 30 км - по 15 км вглубь водораздела по обе стороны от реки. Эта территория входит в состав двух ландшафтных районов Ветлужско-Унженской провинции лесной зоны Русской равнины (Физико-географическое районирование Нечерноземного центра, 1963). Правый берег относится к Нея-Унженскому зандровому району, левый — к Мантуровскому болотному району.

Климат района — умеренно-континентальный, с преобладанием осадков над испарением. Зима относительно холодная и продолжительная, со средней температурой января около -13° С и возможными ежегодными минимумами, близкими к —40° С; изредка бывают оттепели. Лето теплое, средняя температура июля +18° С, абсолютный максимум +36° С. Снег в основном сходит к середине апреля; цветение черемухи наблюдается в конце мая, а колокольчик раскидистый зацветает обычно в конце июня - начале июля. Вегетационный период продолжается около 165, безморозный - 120 дней. Осадков 500-550 мм в год, с максимумом в теплый период. Снежный покров устойчив, продолжительность его залегания 180-220 дней.

Как и вся Приунженская низменность, район работ был охвачен Днепровским оледенением. В нем преобладают почвы легкого механического состава, формирующиеся на флювиогляциальных песках, на различной глубине подстилаемых мореной. Однако, природные комплексы правобережья и левобережья Унжи значительно отличаются. Рельеф левобережья плоский, реже пологоволнистый, Пологая долина плавно переходит в зандровую равнину междуречья. Морена здесь залегает на значительной глубине под песчаными ледниковыми наносами и торфами. В долине вне поймы и на коренном левом берегу основная лесообразующая порода — сосна обыкновенная. Неширокая, обычно 1 км и менее, дренируемая припойменная полоса занята сухими сосняками на песках; дальше вглубь водораздела идут заболоченные леса и болота. Среди них изредка встречаются скопления песчаных эоловых бугров с сухими сосняками.

Основная часть междуречья правого берега Унжи приходится на увалистую недостаточно дренированную равнину со слабо врезанными долинами ручьев. Моренные суглинистые отложения здесь подходят значительно ближе к поверхности, чем на левом берегу. Почвообразующие породы - пески, реже супеси; часто почвы формируются на двучленных отложениях (Васильевская, 1989). На склонах увалов морена, представленная валунны-

ми суглинками, кое-где выходит на поверхность. По сравнению с левобережьем растительность правого берега Унжи отличается более высокой продуктивностью. Коренные лесобразующие породы здесь — ель европейская, реже пихта сибирская.

Район работ относится к южной части подзоны южной тайги (Растительный покров СССР, 1956). К настоящему времени старовозрастных и коренных лесов на обследуемой территории практически не осталось. Основной причиной их исчезновения послужили концентрированные рубки, проводившиеся в 40-60-х годах нашего столетия. В результате этих рубок исчезло более 70% взрослого леса на правобережье. На левом берегу Унжи действие рубок довершил комбинированный пожар 1972 года. Зарастающая гарь, оставшаяся после него, тянется полосой более 40 км в длину, 20 — в ширину между городами Мантурово и Макарьев, на расстоянии 5—10 км от реки. Большую часть площади междуречий района работ в настоящее время занимают вторичные мелколиственные, сосновые и смешанные леса и вырубки на разных стадиях зарастания.

Ландшафт поймы и придолинного правобережья р. Унжи значительно отличается от междуречий. Правый склон долины Унжи крутой, густо изрезанный лощинами и глубоко врезанными долинами ручьев. Перепад высот между плоской поверхностью речной поймы и придолинным междуречьем составляет 50-70 м. Все это обеспечивает на территориях, примыкающих к долине, хороший дренаж. На склонах на поверхность выходят карбонатные юрские глины, много родников. Сельскохозяйственная деятельность в районе работ сосредоточена в придолинной хорошо дренированной части междуречья и в пойме Унжи. Вдоль высокого правого берега реки тянутся деревни, полоса шириной 2-4 км освоена под пашни, выпасы. Пойма правобережья неширокая (до 1 км), в основном луговая. Она используется под выпасы и покосы. В пойме обычно хорошо выделяются прирусловая часть, занятая ивняками из вербы, ивы трехтычинковой и корзиночной; срединная луговая часть с разнотравно-злаковыми лугами; придолинная часть, занятая старицами и хвощево-осоковыми болотами. На склонах долины и оврагов распространены вязово-ольховые (из ольхи серой) леса с зарослями высокотравья. Левобережная пойма шириной 1,5-2 км занята в основном смешанными лесами из темнохвойных, мелколиственных и широколиственных пород (виды вяза, ольхи, липа, дуб). Леса местами заболочены, много озер; площадь лугов невелика.

Типы местообитаний птиц

Благодаря ландшафтному разнообразию ключевого участка мы смогли обследовать большую часть типов местообитаний птиц, характерных для европейской южной тайги. В числе типов местообитаний были выделены различные нелесные угодья (болота, луга, открытые вырубки, агроценозы), а также мол о дня ки и взрослые леса. Поскольку основной нашей задачей было исследование влияния на птиц особенностей растительного покрова, мы исключили из рассмотрения биотопы, где растительности нет или она

очень сильно нарушена — размытые речные берега, населенные пункты, открытые песчаные карьеры и т.п.

Взрослые леса. Основная часть лесов района работ, как уже отмечено выше, относится к вторичным, образовавшимся на месте недавних рубок и пожаров. Возобновление леса в условиях южной тайги, как правило, сопровождается сменой древесных пород: на месте коренных темнохвойных лесов образуются вторичные сосновые или лиственные, которые при отсутствии повторных нарушений вновь сменяются темнохвойными. Таким образом, в одних и тех же условиях среды в зависимости от времени последнего нарушения и его характера (пожар или вырубка) могут существовать леса различного состава.

Основными факторами среды обитания, определяющими характер фитоценоза, служит уровень увлажнения местообитания и степень богатства минерального питания растений. Они, в свою очередь, зависят от состава почвообразующих пород и положения выдела в рельефе. На основании этих факторов выделяются типы местообитаний растительности, для каждого из которых характерно определенное коренное сообщество и несколько вторичных, сменяющих друг друга после нарушений (Чертов, 1981).

Растительность разных типов местообитаний отличается уровнем продуктивности, вертикальным разнообразием, видовым составом и составом жизненных форм растений, формирующих нижние ярусы фитоценоза. Так, в низкопродуктивных лесах на песках и торфе древостой образован в основном сосной, а нижние ярусы леса состоят из мхов, лишайников и вечнозеленых кустарничков. С повышением плодородия почв возрастает разнообразие видов деревьев, а в приземных ярусах леса мхи, лишайники и вечнозеленые кустарнички уступают место листопадным кустарникам и травянистым растениям. В наиболее богатых пойменных биотопах разнообразие видов деревьев и кустарников максимально, а травяной покров формируют рослые летнезеленые травы. Мы объединили леса в несколько групп на основании приуроченности к определенным типам местообитаний и динамических связей между фитоценозами. Названия видов растений приводятся по "Определителю сосудистых растений центра европейской России" (Губанов и др., 1995).

Влажнотравные леса. Леса этого типа занимают переувлажненные местообитания с высоким плодородием почв - лесные поймы ручьев и небольших рек, а также сложенные карбонатными юрскими глинами склоны долины р. Унжи. Для лесных пойм характерен хорошо выраженный микро-рельеф: сравнительно сухие гривы чередуются с заболоченными понижениями — зарастающими старицами. Травяной покров понижений состоит в основном из осок, среди которых преобладают осока острая (*Carex acuta*), вздутая (*C. rostrata*) и вздутоносая (*C. rhynchophylla*), и камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*). На гривах и приствольных повышениях распространены виды мезофитного лесного разнотравья и широколистного — кислица (*Oxalis acetocella*) майник (*Maianthemum bifolium*), седмичник (*Trientalis europaea*), косяника (*Rubus saxatilis*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*) и

другие. Основную часть травяного покрова составляет рослое (0,8-1,2 м) влажнотравье - таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), папоротники — кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), страусник (*Matteuccia struthopteris*), крапива двудомная (*Urtica dioica*). Сомкнутость древесного полога невысокая - 0,3-0,4. Обычно хорошо развит кустарниковый ярус из ив, смородины черной, крушины ломкой, свидины белой, шиповника коричного, черемухи обыкновенной и других видов.

Среди влажнотравных пойменных лесов мы выделили три типа, отличающихся в основном составом древесного яруса.

Еловые леса — коренное сообщество лесных пойм. В древостое к ели примешивается пихта и целый ряд лиственных пород — осина, пушистая береза, липа, серая и черная ольха. В травянистом ярусе преобладают папоротники, лиственный подрост и подлесок выражен сравнительно слабо. Для пойменных ельников характерно большое количество вывалов.

Осиново-ольховые леса образуются на месте влажнотравных ельников после их сведения. Древостой состоит из черной ольхи, осины и в меньшем количестве пушистой березы. В травянистом ярусе господствует таволга и осоки.

Смешанные леса — следующая после осиново-ольховых лесов стадия возобновления пойменных ельников. Они встречаются там, где еловый подрост выходит в основной ярус древостоя или где старые ели были уничтожены не полностью. В древесном ярусе встречаются все виды, перечисленные для двух предыдущих типов. Лиственный подрост и подлесок хорошо развит, встречаются куртины подроста ели. В травяном ярусе, так же как и в лиственном лесу, преобладает таволга. В смешанных лесах пойм, как и в ельниках, обычно много поваленных деревьев.

Вязово-ольховые леса занимают среди сообществ района особое место. Они встречаются только на крутых склонах оврагов и долины р. Унжи. Здесь близко к поверхности подходят карбонатные юрские глины, что обеспечивает очень высокое плодородие почвы. Одновременно глины служат водупором; на поверхность в ольшаниках выходят грунтовые воды, формирующие избыточное проточное увлажнение. За счет этого растительность обладает максимальной для района продуктивностью. Древостой вязово-ольхового леса образован ольхой серой с участием вяза гладкого и шероховатого и значительной примесью черемухи. Ели, пихты, березы и осины встречаются отдельными группами по наиболее дренированным участкам - на буграх-останцах и в верхних частях склонов. В этих же местах распространено мезофильное лесное разнотравье. В основном же травяной покров состоит из рослых жесткостебельных трав — бутня душистого (*Chaerophyllum aromaticum*), таволги вязолистной, купыря лесного (*Anthriscus sylvestris*), крапивы двудомной, колокольчика широколистного (*Campanula latifolia*), страусника. На полянах и в разреженных участках леса его высота достигает 1,5 м. Там, где древостой гуще, распространены сныть (*Aegopodium podagraria*) и звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*). Лиственный подрост средней густоты, состоит из тех же видов, что и основ-

ной ярус.

Кустарничково-разнотравные леса занимают наиболее плодородные участки междуречий. Это нормально или недостаточно дренированные местообитания на супесчаных, суглинистых или двучленных почвах (там, где глинистый слой подходит близко к поверхности). В формировании древостоя в этих лесах участвуют ель, пихта, осина, береза пушистая и бородавчатая. Подлесок и подрост, как правило, хорошо развиты и состоят из ели и рябины, местами с участием липы, клена остролистного, крушины, пихты. В формировании травяно-кустарничкового яруса участвуют черника (*Vaccinium myrtillus*), виды мезофильного лесного разнотравья - кислица, майник, седмичник, линнея (*Linnaea borealis*), щитовник игольчатый (*Dryopteris carthusiana*), а также более требовательные к плодородию почв виды широколиственного — копытень европейский (*Asarum europaeum*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), звездчатка жестколистная, голокучник линнея (*Gymnocarpium dryopteris*), щитовник распростертый (*Dryopteris expansa*), живучка ползучая (*Ajuga reptans*). В более светлых лесах значительную роль в покрове играет вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*). Моховой ярус обычно развит слабо, его покрытие не превышает 30%. Он состоит из сфагнумов (в основном *Sphagnum girgensohnii*, встречающегося пятнами в сырых участках леса) и зеленых мхов *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, распространенных в основном в ельниках.

Кустарничково-разнотравные леса представлены четырьмя типами, представляющими разные стадии восстановления растительности после рубок и пожаров.

Еловые леса с участием пихты — наиболее близкое к коренному сообществу ряда. К сожалению, на ключевой территории отсутствуют старые темновозрастные леса с разновозрастной структурой древостоя. Нами были обследованы вторичные одновозрастные ельники, сформировавшиеся на месте вырубок. Подрост и подлесок в них развит сравнительно слабо (сомкнутость до 20%), в травяно-кустарничковом ярусе преобладают кислица и черника, встречаются папоротниковые парцеллы.

Осинники образуются после рубок на участках с наиболее плодородной почвой. Они характеризуются значительной сомкнутостью древостоя и сравнительно небольшим развитием подроста и подлеска. В нижнем ярусе растительности преобладает разнотравье и вейник лесной, в более сырых местах встречаются чернично-разнотравные участки с пятнами сфагнума.

Березняки формируются на участках с менее плодородной почвой и после низовых пожаров. Участки светлого леса с редким лиственным подлеском чередуются в них с куртинами подроста ели. Однако, сомкнутость яруса подроста и подлеска нигде не превышает 0,2. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает вейник лесной, который по мере роста ели сменяется черникой и кислицей.

Смешанные леса — переходная стадия между мелколиственными лесами и ельниками. Второй ярус из ели достигает в них максимального развития, лиственные деревья начинают вываливаться. Вейник в их напочвенном

покрове сменяется черникой.

Мохово-кустарничковые леса. Этот тип растительности преобладает в районе работ по занимаемой площади. Он встречается в местах с нормальным или не сильно выраженным избыточным увлажнением и средним уровнем минерального питания растений. Как правило, это песчаные отложения, на небольшой глубине подстилаемые мореной. Древесный ярус образуют березы двух видов, сосна и ель. В травяно-кустарничковом ярусе чаще всего господствует черника, к которой примешивается лесное мезофитное разнотравье и лесной вейник. Моховой ярус развит хорошо* его покрытие, особенно в хвойных лесах, может достигать 70%. На сухих участках он представлен зелеными мхами *Pleurozium schreberi* и видами рода *Dicranum*, на более сырых встречается также *Polytrichum commune* и мезотрофные сфагнумы (*Sphagnum girgensohni*, *S. russowii*). В лиственных и сосновых лесах ряда ель хорошо возобновляется и часто формирует густой подрост. Лиственный подрост и подлесок развит слабо и представлен в основном крушиной и редкими пушистыми березами.

Ельники зеленомошно-майниковые с черникой и брусникой стоят ближе всего к коренному типу растительности ряда. Так же, как и в предыдущем случае, нам не удалось обследовать коренные разновозрастные ельники. Изученный массив 100—120 летнего елового леса был практически лишен подроста и подлеска, в древостое встречались отдельные старые сосны, что говорит о почти завершившейся смене видов.

Сосново-березовые леса формируются на месте ельников после вырубок. Для них характерно наличие очень густого елового подроста (сомкнутость до 60%). В нижних ярусах леса растут черника, брусника и мхи, под куртинами ели встречаются мертвопокровные участки, в окнах и по рединам - пятна лесного вейника.

Сосняки образуются после пожаров или там, где рубки сопровождались уничтожением подстилки. В их древостое, как правило, присутствует примесь березы. Нижние ярусы леса обычно такие же, как в сосново-березовых лесах. Характерным отличием сосняков этого ряда служит обычно хорошо развитый, как и в березняках, еловый подрост. Однако в местах, где возобновление ели затруднено из-за недостатка семян (например, на обширных зарастающих гарях) могут встречаться лишайниково-зеленомошные участки с редким еловым подростом или даже лишенные подроста.

Смешанные леса из березы, сосны и ели - переходная стадия возобновления ельников. Кроме того, они часто встречаются на территориях колхозного лесопользования, где проводятся выборочные рубки. Для лесов, где проводились исследования, характерно чередование небольших заболоченных сфагновых участков с более сухими зеленомошно-черничными.

Сухие зеленомошно-кустарничковые сосняки встречаются на дренированных песчаных отложениях левобережья Унжи. В условиях недостатка влаги и бедного минерального питания сосняки являются коренным

сообществом. Возобновление леса в этих условиях происходит без смены древесных пород.

Для сухих сосняков характерны практически полное отсутствие подраста и подлеска и сравнительно низкая сомкнутость крон деревьев. Лишь изредка можно найти участки с отдельными кустами можжевельника, маленькими елочками, дубами или бородавчатыми березами. В древесном ярусе, кроме сосны, попадают лишь единичные бородавчатые березы. Напочвенный покров представлен сплошным ковром зеленых мхов *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* с пятнами лишайников (в основном *Cladonia sylvatica* и *C. rangiferina*). Покрытие травяно-кустарничкового яруса, как правило, не превышает 30%; в нем преобладают брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск (*Calluna vulgaris*), местами - ландыш майский (*Convallaria majalis*) и вейник тростниковидный.

Сфагново-кустарничковые сосняки распространены преимущественно на левобережье Унжи, в условиях избыточного увлажнения с бедным минеральным питанием. Так же, как в сухих сосняках, сосна здесь является коренной древесной породой.

Древесный ярус в сфагновых сосняках состоит из низкорослых (12 м) редко стоящих деревьев (сомкнутость около 0,5). Примесь березы пушистой появляется вдоль дренажных канав, где почвенное плодородие увеличивается за счет возрастания проточности. Часто по отвалам канав формируются густые березовые заросли. Изредка среди старых сосняков можно найти участки, в которых пушистые березы формируют угнетенный второй ярус высотой 2—4 м. Практически вся поверхность почвы покрыта моховым ковром, состоящим в основном из сфагнумов с примесью зеленых мхов р. *Polytrichum*, *Pleurosium* и *Dicranum*. Обычно хорошо развит и кустарничковый ярус (покрытие 50% и более). В нем преобладает багульник болотный, к которому примешиваются кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), реже брусника и черника. В понижениях встречается пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), а вдоль осушительных канав и на участках с березовым подростом — осоки шаровидная (*Carex globularis*) и вздутая.

Молодые леса. Среди молодых лесов, формирующихся на месте гарей и вырубок, мы различали несомкнутые и сомкнутые молодняки. При этом мы опирались не на возраст деревьев, а на структуру растительности.

Там, где древостой только начинает формироваться, молодые деревья вначале не смыкаются кронами друг с другом. Лиственные деревья в это время имеют форму кустов - ветви у них начинаются от самой земли. Они формируют с различными кустарниками - малиной, ивами и другими — единый древесно-кустарниковый полог, средняя высота которого не превышает 3 м. Эту стадию возобновления леса мы называли несомкнутым молодняком; ее можно считать переходом между нелесным и лесным сообществом. В богатых местообитаниях, где идет активное порослевое возобновление деревьев и рост кустарников, несомкнутые молодняки образуются уже на третий год после гари или вырубки. На участках с низким

плодородием почвы для этого может потребоваться значительно больше времени.

Вырастая, деревья в молодом лесу смыкаются кронами и вытесняют (перерастают) кустарники, которые погибают либо частично сохраняются в нижнем пологе молодого леса. Стволы очищаются от сучьев, и деревья приобретают свой обычный вид, хотя отличаются от взрослых размером. Эту стадию мы называли сомкнутым молодняком. Для ее достижения требуется от 7—10 лет в разнотравных осинниках и березняках до более 20-25 лет в сухих и сфагновых сосняках (если возобновлению древостоя в последних после вырубki или гари не воспрепятствовал процесс заболачивания). Для сомкнутых молодняков характерен густой древесный ярус, слабо развитый подрост и подлесок. Однако, в местах, где возобновление древостоя почему-либо отстало по времени, остаются небольшие поляны и редины.

Были обследованы молодые леса всех типов, выделенных выше, кроме высокотравных. Сосновые и сосново-березовые несомкнутые молодняки изучались на левобережье Унжи, на зарастающей гари после пожара 1972 г. Учеты проводились через 8—9 лет после пожара. Осиново-березовые молодняки обследованы на правобережье, на 4—6-летних вырубках взрослого осиново-елового леса. Там же проводили учеты и в большей части сомкнутых молодняков, сформировавшихся на месте вырубok 18-30 летней давности.

Осиново-березовые молодняки образуются на месте взрослых лесов кустарничково-разнотравного ряда. Для вырубok этого типа характерно быстрое порослевое возобновление березы и осины. Разрастаются также рябина и малина, присутствовавшие в нижних пологах взрослого леса. В нарушенных сырых местах появляются ивы козья (*Salix caprea*), ушастая (*S. aurita*), реже другие виды ив. Среди трав в число доминантов выходят вейник тростниковидный и иван-чай (*Chamerion angustifolium*), достигающий высоты более метра. Под их пологом сохраняются виды мезофильного лесного разнотравья и широкотравья, по сырым участкам появляются рослые влаголюбивые травы - таволга, купырь лесной и другие. Все это придает осиново-березовым несомкнутым молоднякам характер густых кустарниковых зарослей, чередующихся с заросшими травой полянами.

Для сомкнутых молодняков ряда характерно чередование участков с очень густым древостоем и разреженных вейниковых полей. Обычно на поляны приходится не более четверти площади. На зарастающих вырубках к этой стадии успевают сформироваться отдельные куртины елового подраста. Напочвенный растительный покров в осиново-березовых молодняках почти такой же, как во взрослых лесах.

Сосново-березовые молодняки — начало зарастания вырубok и гарей мохово-кустарничкового ряда. Соотношение сосны и березы зависит от силы нарушения напочвенного покрова и подстилки и от трофности местообитания. Густых зарослей, как в предыдущем типе, здесь, как правило, не образуется. Для напочвенного покрова характерно господство мхов

р. *Polytrichum* (*P. commune*, *P. juniperinum* или *P. strictum*). В травяно-кустарничковом ярусе встречаются осока шаровидная, вереск, наземный вейник (*Calamagrostis epigeios*), вейник тростниковидный, иван-чай. Однако, они обычно не образуют густых травянистых зарослей.

В сомкнутых молодняках во многих местах уже образуется хорошо выраженный ярус елового подроста. Политриховый покров на значительной части площади, особенно в более сухих местах, сменяется зеленомошным или лишайниковым. В травяно-кустарничковом ярусе разрастаются вереск, черника и брусника. Однако, разреженные участки с господством вейника или долгомошника еще сохраняются в значительном количестве.

Сухие сосновые молодняки образуются после вырубki сухого сосняка. Несомкнутые молодняки имеют вид мохово-лишайниковых пустошей с разреженным ярусом молодых сосен и бородавчатых берез. На месте вырубok образуется травостой из наземного вейника и иван-чая с примесью ксерофильного разнотравья — овсяницы овечьей (*Festuca ovina*), колокольчика круглолистного (*Campanula rotundi folia*), кошачьей лапки (*Antennaria dioica*) и т.п. Если же моховой ковер и подстилка были уничтожены пожаром или разрушены при рубке, почва зарастает мхами *Polytrichum juniperinum* и *P. pili ferum*. В этом случае травянистый ярус разрежен и состоит из вереска, толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi*) и наземного вейника. В сомкнутых пирогенных молодняках политриховый покров сменяется вересково-лишайниковым. Сохраняется значительное количество разреженных участков древостоя.

Сфагново-кустарничковые молодняки формируются на месте багульниковых сосняков. Уничтожение древостоя приводит к заболачиванию, в связи с чем в травяно-кустарничковом ярусе сокращается покрытие кустарничков и возрастает площадь мочажин с пушицей вла-галищной. Несомкнутые сфагновые молодняки очень похожи на сосновые олиготрофные болота. Для сомкнутых молодняков также характерен преимущественно пушицево-сфагновый покров. Обследованные нами участки сомкнутых сфагновых молодняков были небольшими и располагались на правобережье Унжи, среди массивов мохово-кустарничковых молодняков.

Открытые местообитания. Основная часть открытых местообитаний района работ имеет вторичный характер и образована в результате деятельности человека. Это агроценозы, открытые вырубки и луга, существование которых поддерживается за счет сенокосения и выпаса. При прекращении хозяйственного использования площади, занятые ними сообщества, вскоре зарастают лесом. Так, для формирования древесной и кустарниковой поросли на вырубках и заброшенных лугах достаточно 3-5 лет. Естественное происхождение среди нелесных местообитаний имеют открытые болота и белокопытниковые луга-ивняки. Формированию древостоя на них препятствует избыточная влажность или эрозийная деятельность воды. В сумме площадь открытых местообитаний составляет менее 10% территории района работ.

Болота. В районе работ можно выделить три основных типа болот —

олиготрофные кустарничково-сфагновые, мезотрофные осоково-сфагновые и евтрофные осоковые. Сфагновые болота характерны для заандровой низменности левобережья Унжи. Однако, большая часть болотных массивов этой территории в конце 50-х — начале 60-х годов была осушена и заросла древесной порослью. Нами были обследованы два олиготрофных болота, сохранившихся на периферии болотного массива на левобережье, и одно мезотрофное — на правобережье. Осоковые болота представляют собой зарастающие речные старицы. Мы обследовали болота в пойме р. Унжи и ее притока — р. Кондобы.

Кустарничково-сфагновые болота (олиготрофные). Для этих болот характерен разреженный ярус из угнетенных сосен 2—4 метровой высоты (сосновый рям), Травяно-кустарничковый ярус образуют Кассандра, клюква и пушица влагилищная, а моховой покров — виды сфагнов (в основном *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* с примесью *S. fuscum*, *S. nemoreum* и др.). Среди ряма попадаются открытые участки с покровом шейхцерии (*Scheuchzeria palustris*) и осоки топяной (*Carex limosa*).

Осоково-сфагновые болота (мезотрофные). На мезотрофном болоте также встречаются участки ряма. Каждая сосна здесь растет на высокой обширной кочке (около 2 м в диаметре), а высота деревьев достигает 5-7 м. Однако, сомкнутость древостоя не превышает 0,3. Кроме сосен, для мезотрофных болот характерны заросли угнетенных пушистых берез 3-5-метровой высоты. По периферии болота и в его центральной наиболее проточной части попадаются участки ивняка из ивы пепельной (*Salix cinerea*) и отдельные деревья черной ольхи. Площади болота, заросшие деревьями и кустарником, чередуются с открытыми зыбкими участками. В травяном покрове мезотрофных болот преобладают осоки вздутая (*Carex rostrata*) и пушисто-полодная (*C. lasiocarpa*). На участках ряма обильна клюква, на кочках растут и другие болотные кустарники — багульник, Кассандра, брусника. Моховой ярус представлен сплошным сфагновым ковром с господством *Sphagnum fallax*. На кочках встречаются *S. centrale*, *S. russowii*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*.

Осоковые болота (евтрофные). Большую часть лета осоковые болота представляют собой залитые водой заросли жесткостебельных трав. Основные виды, формирующие растительность - осока острая (*Carex acuta*) и хвощ топяной (*Equisetum limosum*) - достигают в высоту 0,7—1 м. Осоки, кроме того, образуют кочки до 0,5 м в диаметре и более полуметра в высоту. Заросли хвоща занимают центральный наиболее обводненные участки стариц, осока — их края. Болота окружают ивняки, и по всей его площади также встречаются отдельные кусты ив. Однако, сомкнутость кустарничкового яруса в среднем не превышает 0,3.

Луга-ивняки. Луга-ивняки обследованы в правобережной пойме р. Унжи. Белокопытниковые ивняки распространены на песчаных прирусловых валах, разнотравные — в центральной части поймы. Часто луга пересекают мелкие старичные понижения, пересыхающие к лету. Вдоль них в основном и формируются ивовые заросли. В ивняках повсюду попадают

кучи бревен - нанесенные в половодье остатки молевого сплава леса, долгие годы проводившегося на Унже.

Белокопытниковые луга-ивняки — ранняя стадия зарастания песков, нанесенных рекой. Кустарниковый ярус образован преимущественно вербой (*Salix acutifolia*), в меньшем количестве встречаются ива трехтычинковая (*S. triandra*), ива шерстистопобеговая (*S. dasyclados*) и корзиночная (*S. viminalis*), а также шиповник. Травянистый ярус обычно разреженный. В нем, кроме белокопытника (*Petasites spurius*), распространены пырей ползучий (*Elytrigia repens*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), тысячелистник (*Achillea millefolium*).

Разнотравные луга-ивняки. Растительность этих лугов состоит в основном из злаков и многочисленных видов разнотравья. Высота травы в начале июня составляет 20—30 см. На лугах-покосах трава к середине лета достигает 0,5–0,7 м, на выпасах, как правило, не превышает 30 см. В кустарниковом ярусе преобладают корзиночная и трехтычинковая ивы, местами попадает серая ольха.

Открытые вырубки. К открытым местообитаниям мы относили вырубки до 3–5 летнего возраста. На этих вырубках молодой древесный ярус отсутствует или представлен растениями высотой менее метра. В покрове значительную роль сохраняют лесные виды. Как правило, на вырубках остается значительное количество не вывезенных стволов и порубочных остатков, кое-где сплошь покрывающих землю. Часты также пятна открытого грунта - лесовозные дороги и волоки, на которых растительный покров и подстилка были уничтожены при транспортировке бревен. На вырубках всех типов разрастаются вейники и иван-чай, но обилие и высота растений меняются в зависимости от плодородия почвы.

Разнотравные вырубки образуются на месте кустарничково-разнотравных лесов. Для них характерно максимальное развитие травянистого яруса из вейников, иван-чая, к которым примешиваются различные луговые и бурьянные виды.

Мохово-кустарничковые вырубки — вырубки на месте чернично-теленomoшных сосновых, еловых или смешанных лесов. В травяном покрове этих вырубков преобладает наземный вейник и полевица тонкая; иван-чай встречается местами и не достигает значительного разлития.

Сухие вырубки образуются на месте сухих зеленомошных и лишайниковых сосняков на песках. Это медленно зарастающие мохово-лишайниковые пустоши с редким травянистым ярусом из наземного вейника, полевицы тонкой (*Agrostis tenuis*) и овсяницы овечьей с примесью ксерофитного лугового разнотравья. Иван-чай встречается на них пятнами по наиболее влажным местам.

Сфагново-кустарничковые вырубки образуются после сведения иболоченных сосняков. Разрастания трав на вырубках этого типа не происходит. Напочвенная растительность вырубков обычно существенно не отличается от лесной, так как изменения, вызванные заболачиванием, становятся заметны к стадии молодняков.

Агроценозы. Сеяные луга — искусственно созданные многолетние луга-сенокосы из клевера с тимофеевкой или ежой сборной. В период максимального развития высота травы на них достигает 0,7— 0,8 м. От разнотравных пойменных лугов сеяные луга отличаются меньшее видовое разнообразие растений и отсутствие кустарниковой поросли. Здесь значительно меньше развит микрорельеф — из-за вспашки на поверхности грунта отсутствуют кочки и западины. Поверхность травяного яруса, в отличие от пойменных лугов, ровная — на ней практически отсутствуют отдельные высокие растения, которые обычно служат птицам присадами.

Поля. Были обследованы посевы льна, ячменя и овса и посадки картофеля. Посев этих культур в районе работ проводится в начале середины мая. В связи с этим большую часть периода гнездования птиц растения на полях далеки от своего максимального развития. По сравнению с лугами травяной полог на полях значительно более разрежен — между отдельными растениями есть участки открытой земли, по которым птицы могут передвигаться.

Динамическая система местообитаний птиц

При выделении типов местообитаний птиц и при составлении их динамической системы мы пользовались представлениями о сукцессиях растительности, разработанными С.М. Разумовским (1981). Согласно этим представлениям, растительность активно воздействует на среду, вызывая изменения, приводящие в случае отсутствия нарушений к устойчивому климаксовому состоянию. Изменения затрагивают весь ком-/ плекс особенностей среды обитания растений, и, в первую очередь/ почвы. В сухих условиях способность почв удерживать влагу в ходе сукцессий возрастает, в результате чего местообитание становится более влажным. В условиях избыточного увлажнения процесс идет в обратном направлении, и избыток влаги в почве уменьшается.

Смены фитоценозов, сопровождающиеся существенными изменениями почв, называют экогенетическими. В качестве примера экогенетической смены можно привести зарастание водоема и превращение его в болото, или формирование растительного сообщества на песках, нанесенных рекой. В случае, если почвы уже сформированы, а растительный покров по каким-то причинам подвергается уничтожению, например, в результате пожара или вырубki, возникают сукцессионные смены другого характера, называемые демутационными. Демутационные смены требуют меньше времени, чем экогенетические; в ходе их происходит восстановление нарушенной ценотической среды (микроклимата, освещенности и т.п.).

Комплекс сукцессионных смен, характерных для определенного района, образует сукцессионную систему растительности. Сукцессионная система Ветлужского ботанико-географического района, к которому относится Приунженская низменность, включает четыре основных экогенетических ряда - ксеросерию, олиготрофную, мезотрофную и евтрофную гидросерии (рис. 1). Ксеросерия формируется в условиях недостаточного увлажнения -

на сильно дренированных песках. Гидросерии — в условиях избыточного увлажнения с разным уровнем богатства минерального питания растений. Кроме основных стадий экогенеза, есть еще три короткие мезосерии, возникающие мм, где почвы и растительности нет, а условия влажности близки к средним. Так, аллювиальная мезосерия — это ряд зарастания песков, нанесенных рекой, делювиальная — ряд зарастания наносов плоскостного смыва. В ходе элювиальной мезосерии восстанавливаются сообщества участков со смытой почвой.

Для поздних стадий экогенеза характерны демутиационные комплексы. Часто демутиационных рядов два. В этом случае один из них - пирогенный - характерен для участков, где напочвенная растительность и подстилка при нарушении была уничтожена; второй — эксцизиопный - для участков, где были уничтожены только верхние ярусы растительности.

В природе растительные сообщества постоянно подвергаются действию различных внешних факторов. Эти факторы могут блокировать сукцессионные смены или вызывать внешние (экзогенные) смены. Примером такой смены может служить заболачивание леса под воздействием повышения уровня грунтовых вод (например, при постройке плотины на реке — человеком или бобрами). Часто происходят нарушения, уничтожающие, полностью или частично, почву и растительность. После окончания действия нарушающего фактора сукцессионный механизм преобразования среды вновь включается и работу.

Там, где среда обитания растений сильно нарушена или нарушающий фактор действует постоянно, в растительном покрове приобретают господство виды-ценофобы (сорняки), не входящие в сукцессионную систему. Так, к ценофобным видам, характерным для вырубок и гарей, относятся малина и иван-чай; ценофобные виды составляют рачительную часть растительности лугов-покосов и выпасов.

Особенности фитоценоза, который мы видим на каждом конкретном участке территории, зависят от исходных свойств абиотической среды (увлажнения, почвообразующей породы и т.п.), а также от силы, характера и давности нарушений. Каждому растительному выделу, за исключением наиболее нарушенных, мы можем поставить в соответствие ту или иную стадию сукцессионной системы. На основании такого сравнения можно оценить исходные свойства местообитания растительности (влажность, богатство минерального питания), особенности последнего нарушения фитоценоза и возможный ход его дальнейшего развития.

Мы использовали сравнение растительного покрова с сукцессионной схемой для построения динамической системы местообитаний птиц. Однако по ряду причин сообщества, выделенные нами в качестве местообитаний птиц, несколько отличаются от ассоциаций сукцессионной схемы.

Естественные размеры парцелл ассоциаций, составляющих сукцессионную систему, различны; в районе работ они колеблются обычно от немногих десятков сантиметров в длину и ширину (в средних стадиях евтрофной и олиготрофной гидросерии) до десятков метров (в ксеросерии). Для того,

чтобы получить выделы, пригодные по размерам для орнитологических исследований, приходилось объединять соседние стадии сукцессионной системы. Местообитания птиц в связи с этим представляют собой комплексы, включающие растительность одной-двух основных стадий ряда, а также предшествовавшей стадии (виды-реликты сукцессии) и следующей стадии (виды-пионеры).

Характер местообитаний птиц несколько отличается от того, что можно ожидать исходя из сукцессионной схемы, также за счет сильных нарушений — концентрированных вырубок и пожаров, от которых растительность района работ еще не успела оправиться. Во-первых, значительную роль в формировании растительного покрова играют ценофобные виды. Во-вторых, в динамике растительности исследованного района широко распространены экзогенные смены, в особенности связанные с заболачиванием территории (Разумовский и др., 1983; Преображенская, Попов, 1989). Поэтому на фоне растительности поздних стадий экогенеза часто можно отметить появление видов предыдущих стадий — обитателей болот.

Лесные местообитания птиц, выделенные нами, соответствуют поздним стадиям четырех экогенетических рядов. Так, кустарничково-разнотравные леса — это комплексы растительности поздних стадий евтрофной гидросерии (He) и климакса (C). Мохово-кустарничковые леса — комплексы ассоциаций последней стадии мезотрофной гидросерии (Hm) и климакса. Сфагново-кустарничковые сосняки включают элементы нескольких поздних стадий олиготрофной гидросерии (Ho), а сухие сосняки соответствуют последней стадии ксеросерии (X). Влажнотравные леса включают растительность различных стадий евтрофной гидросерии. Однако в наибольшей степени в них представлены средние стадии, поэтому мы рассматриваем эти леса как фитоценозы средних стадий евтрофной гидросерии.

Демутационные смены отражены стадиями восстановления растительности после рубок: открытая вырубка — несомкнутый молодняк — сомкнутый молодняк — один или несколько сменяющих друг друга типов взрослых лесов.

Ранние стадии экогенеза трех гидросерий представлены болотами — евтрофным (He), мезотрофным (Hm) и олиготрофным (Ho). Белокопытниковые луга-ивняки представляют собой начало экогенеза аллювиальной мезосерии.

Таким образом, в динамической системе местообитаний птиц представлены три экогенетических ряда (рис. 2). Для поздних стадий четырех рядов экогенеза рассмотрены демутационные смены.

Мы не выделили в качестве отдельных типов местообитаний птиц комплексы с преобладанием растительности климакса и мезосерий (кроме начала аллювиальной мезосерии). Дело в том, что ассоциации этих рядов не встречаются в районе работ в качестве господствующих на участках, достаточных по площади для проведения учетов птиц. Нам не удалось также найти достаточных по площади выделов ранней стадии экогенеза ксеросерии и начала демутационного ряда восстановления влажнотрав-

ных лесов (средней лесной стадии евтрофной гидросерии). Однако все эти ассоциации входят в состав выделенных нами комплексов.

Методы и материалы орнитологических исследований

Численность птиц оценивали по материалам учетов в гнездовой период (июнь — начало июля) 1980-1987 г. Учеты проводили на пикетированных через 50 м постоянных маршрутах и пробных площадях с закартированной растительностью. Число гнездовых территорий определяли путем картирования всех встреч птиц при 5-10-кратных за сезон повторных прохождениях. Обилие рано гнездящихся видов — синиц, желтоголового короля, пищухи, части вьюрковых оценивали путем подсчета встреченных птиц с пересчетом на площадь по средним дальностям обнаружения. Среднюю дальность обнаружения рассчитывали отдельно для видов и внутривидовых групп особей с разной заметностью. Общая площадь, охваченная учетами, составила около 1200 га при ширине пересчетной полосы на постоянных маршрутах 100 м в каждую сторону. На каждый тип местообитания приходилось не менее 15 учетной площади (в среднем около 30 га). Показатели обилия птиц в открытых местообитаниях получены в течение одного гнездового сезона, для лесов взяты усредненные данные 3—7 лет учетов на постоянных пробных площадях и маршрутах. В тех случаях, когда необходимы были данные о численности птиц в населенных пунктах, полях-перелесках или на реке, использовали материалы учетов на нефиксированных маршрутах. Такие учеты проводились в 1978-1980 г. по схеме, разработанной Ю.С. Равкиным (Равкин, 1967; Равкин, Лукьянова, 1976). Материалы этих учетов использованы также при расчете средних дальностей обнаружения.

Распределение птиц по микроместообитаниям и кормовое поведение изучали в 1983-1995 г. Специальные исследования проведены для 35 мас-совых видов; сведения об остальных видах получены попутно с учетами. В ходе исследований были испробованы разные варианты методов наблюдения. В конце концов мы остановились на двух из них — методе непрерывной регистрации поведения птицы и методе регистрации кормового поведения в момент обнаружения особи (Altmann, 1974).

Метод регистрации кормового поведения особей в момент обнаружения предусматривает оценку 1-5 актов кормодобывания для каждой встреченной особи. Регистрация каждого акта кормодобывания сопровождается подробным описанием местонахождения и поведения птицы. При этом отмечают следующие параметры.

- < Вид птицы и ее пол (поющих самцов регистрируют отдельно от всех остальных птиц).
- < Номер регистрации для данной особи.
- < Тип местообитания с указанием формулы древостоя.
- < Высота основного полога древостоя и высота, на которой отмечена птица (в метрах).

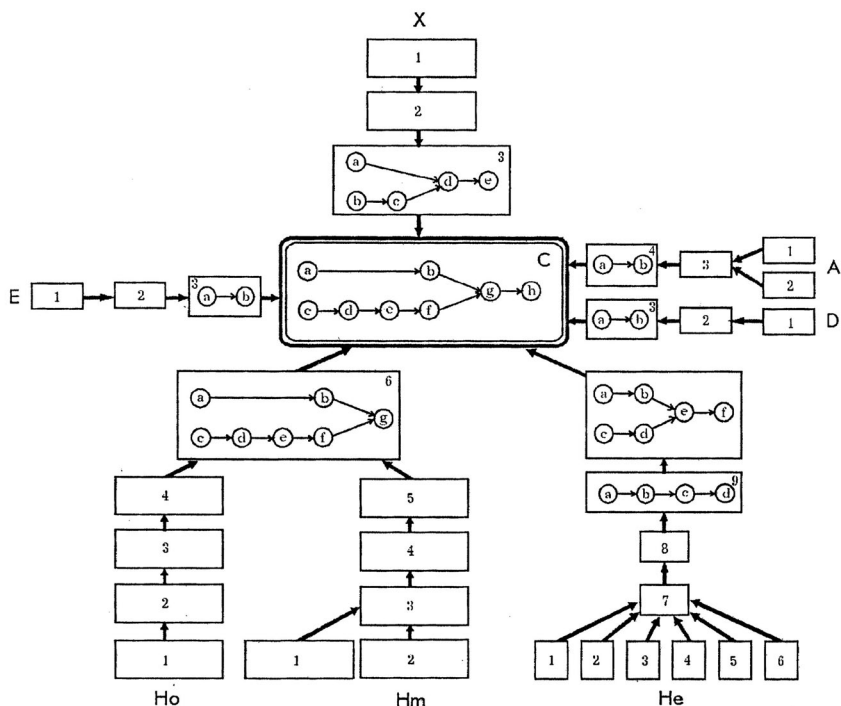


Рис. 1. Схема сукцессионной системы биоценозов Ветлужского ботанико-географического района (по: Разумовский, 1981, с дополнениями по: Попов, Преображенская, 1996)

С - Климакс

a. *Anihoxanithum odoratum*; b. *Betula pendula* - *Luzula pilosa* (*Veronica officinalis*); c. *Betula pendula* — *Calamagrostis arundinacea*; d. *Larix sibirica* - *Vaccinium vitis-idaea*; e. *Picea abies* - *Vaccinium myrtillus* (*Linnaea borealis*); f. *Picea abies* - *Carex digitata*; g. *Picea abies* - *Oxalis acetosella* (*Dryopteris austriaca*, *Circaea alpina*); h. *Quercus robur* - *Corylus avellana* - *Carex pilosa* (*Carex vaginula*).

Х - Ксеросерия

1. *Polytrichum pili ferum*; 2. *Carex ericetorum* (*Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*); 3. a. *Festuca ovina* (*Viscaria viscosa*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Hypericum perforatum*, *Antennaria dioica*, *Campanula rotundifolia*, *Pulsatilla pateris*, *Potentilla argentea*, *Viola arenaria*, *Polygonum odoratum*); b. *Polytrichum juniperinum*; c. *Calluna vulgaris*; d. *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*; e. *Pinus sylvestris* - *Convallaria majalis*.

Е - Элювиальная мезосерия

1. *Anemone narcissiflora* - на камне; 2. *Equisetum pratense* (*Geum rivale*, *Paiinnculus cassubicus*) - на мелкозёме; 3. a. *Lathyrus vernus*; b. *Tilia cordata* - *toachypodium pinnatum* (*Adoxa moschalellina*).

А - Аллювиальная мезосерия

1. *Petasites spurius* - на песке; 2. *Anemone ranunculoides* - на супесях и гли-

нах; 3. *Festuca gigantea* (*Campanula latifolia*, *Chaerophyllum aromaticum*, *lamium purpureum*) 4. a. *Stachys sylvatica*; b. *Padus racemosa* - *Stellaria nemorum* (*Asperula odorata*).

D - Делювиальная мезосерия

1. *Fucaria ranunculoides*; 2. *Malleuccia struthiopteris* (*Cirsium oleraceum*); 3a. *Aconitum excelsum*; b. *Ulmus glabra* - *Milium effusum*.

Но Олиготрофная гидросерия

1. *Scheuchzeria palustris* - *Sphagnum majus* (*Carex irrigua*); 2. *Eriophorum vaginatum* - *Sphagnum angustifolium*; 3. *Chamaedaphne calyculata* - *Sphagnum magellanicum* (*Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*); 4. *Ledum palustre* - *Sphagnum fuscum* (*Vaccinium uliginosum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum nemoreum*); 5. a. *Betula pubescens* - *Vaccinium myrtillus*; b. *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*.

Нм - Мезотрофная гидросерия

1. *Sphagnum cuspidatum*; 2. *Carex rostrata* - *Sphagnum riparium*; 3. *Carex lasiocarpa* - *Sphagnum fallax* (*Calamagrostis canescens*); 4. *Sphagnum girgensohnii* (*Equisetum sylvaticum*, *Viola palustris*, *Sphagnum russowii*, *S. centrale*); 5. *Carex globularis* - *Polytrichum commune* (*Molinia caerulea*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum nemoreum*, *S. wulfianum*); 6. a. *Nardus stricta* (*Potentilla erecta*, *Orchis maculata*); b. *Betula pubescens* - *Vaccinium myrtillus* (*Orthilia secunda*, *Hieracium vulgatum*, *Linnaea borealis*); c. *Polytrichum piliferum* (*Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*); d. *Polytrichum juniperum* (*Antennaria dioica*); e. *Calluna vulgaris*; f. *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi* (*Lycopodium complanatum*, *L. clavatum*); g. *Picea abies* - *Maianthemum bifolium* (*Trientalis europaea*).

Не - Евтрофная гидросерия

1. *Comarum palustre*; 2. *Carex rhynchohypsa*; 3. *Equisetum fluviatile*; 4. *Carex vincilis*; 5. *Scirpus sylvaticus*; 6. *Digraphis arundinacea*; 7. *Filipendula ulmaria* (*Equisetum palustre*, *Athyrium filix-femina*, *Cirsium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Viola epipsila*, *Carex vulpina*); 8. *Equisetum sylvaticum* (*Valeriana exaltata*, *Veronica longifolia*, *Lysimachia vulgaris*, *Trollius europaeus*, *Coronaria flos-cuculi*, *Vicia sepium*, *Geranium palustre*, *Crepis paludosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Polygonum bistorta*, *Orchis maculata*, *Selinum carvifolia*, *Scrophularia nodosa*); 9a. *Deschampsia cespitosa* (*Ajuga reptans*); b. *Alnus incana* - *Anemone nemorosa* (*Dryopteris cristata*, *Platanthera bifolia*); c. *Alnus incana* - *Stellaria holosiea* (*Pyrola minor*); d. *Acer platanoides* - *Pulmonaria obscura* (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*); 10. a. *Angelica sylvestris* (*Centaurea phrygia*, *Hypericum maculatum*); b. *Populus tremula* - *Convallaria majalis*; c. *Betula pubescens* - *Vaccinium vitis-idaea*; e. *Picea abies* - *Maianthemum bifolium* (*Trientalis europaea*, *Pyrola rotundi folia*, *Hylocomium splendens*); f. *Abies sibirica* - *Gymnocarpium dryopteris*.

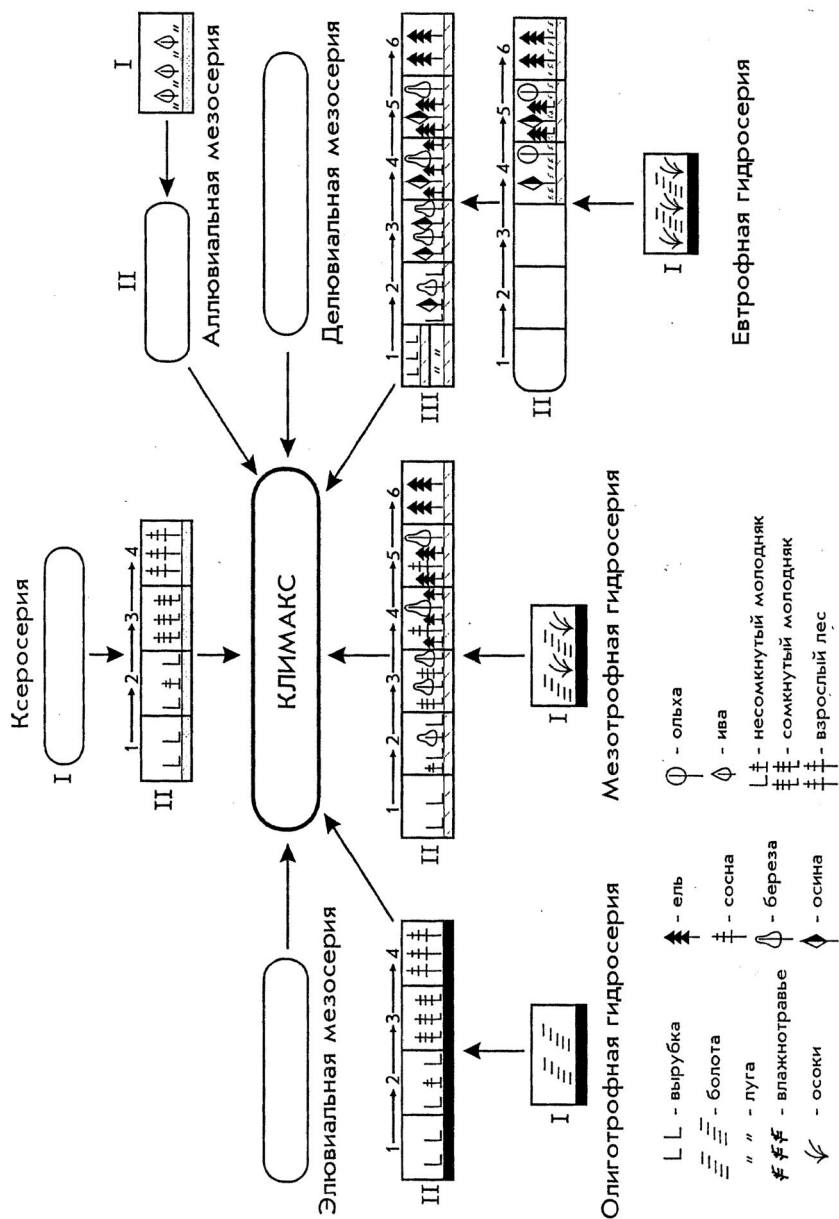


Рис. 2. Динамическая схема местообитаний птиц. Римские цифры ^ТтаГгии экзогенеза, арабские - стадии деградации

< Систематическая принадлежность растительности, на которой (или среди которой) держится птица (вид дерева, вид или род травянистых растений). Для луговых птиц отмечали также высоту растительности, среди которой они держатся.

< Зона кроны, в которой находится птица. Выделяли три зоны: приствольную, среднюю и периферическую (рис. 3Б).

< Густота листвы или хвои. Для ее определения вокруг птицы мысленно очерчивали сферу диаметром около 1 метра. Затем определяли, какую долю объема этой сферы занимают ветки с листьями, а какую - между листьями. Выделяли низкую густоту (на ветки приходится до 25% объема), среднюю (от 25 до 50%) и высокую (51-75%). Очень высокая густота — выше 75% — в кронах деревьев практически не встречалась.

< Характер присады, на которой находится птица. Ветви деревьев и кустов при описании подразделяли на скелетные — относительно толстые, не несущие листьев, и концевые (тонкие), олиственные или охвоенные (рис. 3А). Отдельно выделяли стволы и сухие ветви. В приземном ярусе различали поверхность земли, травянистую растительность, валежник.

< Диаметр присады указывали для птиц, кормящихся на ветвях и стеблях трав. Толщину веток определяли на глаз, используя для сравнения расположенные на небольшой высоте похожие ветки деревьев того же вида.

< Субстрат жертвы - место, откуда птица берет корм. Особенности его описания такие же, как для присады.

< Маневр - первая часть акта кормодобывания. Это набор движений, который птица использует для того, чтобы найти корм. Различали следующие маневры (рис. 4).

А) Пастыба, когда птица просто стоит на ветке, земле или другом субстрате, идет по нему или перепрыгивает, собирая корм с ближайших поверхностей.

Б) Подвешивание к ветке или травянистому растению: вверх или вниз головой, вбок спиной вдоль ветки, вниз спиной под веткой.

В) Дотягивание до соседнего субстрата — вбок, вниз или вверх. Дотягивание обычно производится из положения пастыбы, но иногда и из подвешивания.

Г) Броски - короткие перелеты за добычей, которую птица схватывает, не садясь. Иногда различают броски на субстрат и в воздух. После броска птица возвращается на прежнюю присаду или на другую, но не на ют субстрат, где находился кормовой объект.

Д) Зависание в воздухе - трепещущий полет, во время которого птица высматривает или склевывает добычу. Зависанию обычно предшествует бросок или полет, однако изредка птицы поднимаются трепещущим полетом прямо вверх с ветки, наподобие вертолета. Такой маневр называли «зависанием с места».

Е) Преследование в воздухе - отличается от броска большей длиной и

маневренностью полета и используется для того, чтобы догнать летящее насекомое.

Ж) Прыжок на субстрат — короткий полет, после которого, в отличие от броска, птица на короткое время присаживается на неудобный для ее передвижения субстрат и склевывает с него корм. Через несколько секунд птица вспархивает и возвращается на удобную присаду.

З) Зависание на субстрате - птица часто машет крыльями, как при трепещущем полете, но при этом держится лапками за ветку или траву. Маневр обычно представляет собой попытку удержаться на неудобной присаде.

И) Падающий полет - вертикальный полет птицы вниз, обычно сквозь крону дерева. Таким образом птицы ловят насекомых, пытающихся спастись путем падения с ветки.

< Атака — вторая часть акта кормодобывания. Это способ, которым птица добывает корм. Выделяли: простое склевывание добычи; расклевывание субстрата, внутри которого находится кормовой объект; выклевывание (извлечение кормового объекта из субстрата без его разрушения); долбление; раскапывание почвы или подстилки.

Набор основных приемов кормодобывания мы вначале выделили самостоятельно, путем анализа поведения птиц Приунженской низменности. Позже мы дополнили его путем сравнения нашего метода описания с методикой, разработанной американскими исследователями (Remsen, Robinson, 1988). Методика описания поведения после дополнения стала более подробной. Однако сравнение перечней основных способов поиска и добычи корма показало, что они практически одинаковы.

При использовании метода непрерывной регистрации активности выбирается особь, доступная для визуальных наблюдений, и ее поведение описывается в течение длительного промежутка времени. При этом местонахождение птицы регистрируется непрерывно, по мере ее перемещения, или каждые 20-30 секунд. Запись ведется условными знаками под диктовку или с использованием диктофона. При непрерывной записи ежеминутно отмечается время. В обоих случаях по возможности фиксируются основные черты поведения и приемы поиска и добычи корма.

Метод регистрации кормового поведения птицы в момент обнаружения дает возможность подробно описать местонахождение птицы и способ охоты, зафиксировав при этом большое количество параметров. Он подходит для изучения видов со сравнительно хорошей заметностью. Если же птица держится среди густой растительности и обнаружить ее трудно, то при наблюдениях этим методом оценки распределения по микростациям оказываются искаженными, так как наблюдатель в первую очередь регистрирует птицу там, где ее лучше всего видно. Мы использовали метод наблюдений в момент обнаружения для оценки способов охоты и микростационного распределения кронников и кустарниковых видов.

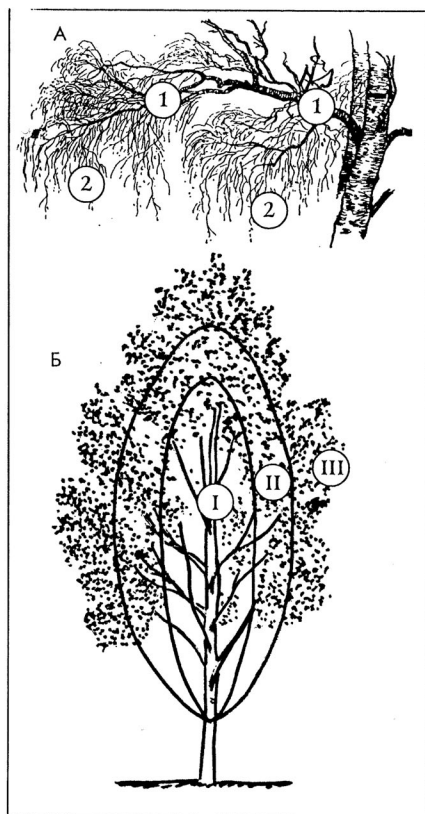


Рис. 3. А - разделение ветвей по их роли в кроне: 1 — скелетные ветви, 2 - концевые (тонкие) ветви; **Б** - зоны кроны: I - приствольная, II - средняя, III - периферическая



Рис. 4. Основные кормовые маневры

При наблюдениях методом непрерывной регистрации активности оценить большой набор характеристик среды и поведения птицы трудно. Обычно во время наблюдения фиксируется не больше 5 параметров, а по его окончании проводится описание местообитания. В то же время, если из-за густой растительности или по каким-то другим причинам птицу видно плохо, можно отметить, например, только высоту и вид растения, на котором она находится. Поэтому этим методом целесообразно пользоваться в том случае, когда обнаружение птиц во время кормодобывания представляет значительные трудности. Мы использовали этот метод для трясогузковых, мелких представителей семейства дроздовых, овсянок. Путем непрерывной регистрации активности описывали микростациональное распределение камышевок. Кроме того, метод непрерывной регистрации

активности использован для всех видов при изучении распределения во время некормового поведения, а при анализе кормового поведения — для выявления набора субстратов, по которым птицы передвигаются, и их вертикального распределения.

Запись во время наблюдений обоими способами велась с использованием специально разработанной системы сокращений, под диктовку или с использованием диктофона. Обработка материалов наблюдений проводилась с использованием электронных таблиц Microsoft Excel.

Состав корма птенцов определяли методом шейных лигатур или путем наблюдений из скрадка (наблюдали в основном при работе с дроздами).

Перекрытие ниш двух видов рассчитывали по формуле:

$$Q_{jk} = Q_{kj} = \frac{\sum_i^n P_{ij} * P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij} * \sum_i^n P_{ik}}}$$

где P_i - доля регистраций видов] или кв i -микростациях или биотопах от общего их числа n (Pianka, 1973).

Для изучения экологии мухоловки-пеструшки в 1981—82 гг. в основных ее местообитаниях были развешены дуплянки — синичники из досок. Развеска проводилась по линии на расстоянии 100 м один домик от другого или на одном пикете - один домик, через 50 м — два, в 50 м вправо и влево от маршрута. Высота развески составляла 1,5—2 м. На каждый биотоп приходилось примерно по 20 дуплянок (позже в основных местообитаниях их число было увеличено вдвое). В те сезоны, когда проводились наблюдения за сроками размножения и скоростью роста птенцов, дуплянки проверяли каждые 3 дня. Птенцов взвешивали на аптекарских весах, одна из чашек которых была заменена конусом. Вскоре после вылупления птенцов, за ростом которых предстояло наблюдать, метили. Для этого на одну из спинных аптерий наносили номер из условных знаков - черточек и точек. Это позволяло индивидуально различать птенцов в гнезде.

Глава 2

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Большая часть птиц — обитателей Приунженской низменности — имеет широкое географическое распространение и встречается в нескольких лесных подзонах. Биотопическое распределение и другие особенности экологии многих видов различны в разных частях ареала, поэтому мы не ставили перед собой задачу охарактеризовать виды в целом и ограничились описанием их экологических особенностей в отдельном регионе, который может быть обозначен как центральная часть европейской южной тайги. Как правило, мы не приводим здесь результаты сравнения наших данных с данными авторов, работавших в других регионах, так как считаем его темой для отдельного исследования, посвященного изменчивости экологических особенностей видов.

Из работы мы исключили группу видов, для изучения численности и кормодобывания которых нужны специальные методы или подходы. Это виды-синантропы, живущие только в населенных пунктах, а также врановые и ласточка-береговушка. Для редких видов воробьиных приводится тот минимальный объем сведений, которыми мы располагаем. Данные о численности видов, полученные методом картирования на постоянных маршрутах, приведены в таблицах 1, 2 и 3.

Сем. жаворонковые

Полевой жаворонек (*Alauda arvensis* L.). Полевые жаворонки кормятся, передвигаясь по поверхности земли перебежками и собирая беспозвоночных и семена с земли и окружающих растений. Среди массовых видов района работ только жаворонки не нуждаются в при- садах ни во время охоты, ни при некормовом поведении. Встречаются в различных открытых местообитаниях с разнотравно-злаковой, злаково-кустарничковой и моховой растительностью. Избегают жесткостебельного влажнотравья и осоковых евтрофных болот — биотопов, в которых птице, не приспособленной к лазанию, добраться до земли практически невозможно. Предпочтение отдают агроценозам, в особенности полям. На зарастающих вырубках и гарях распространены спорадично; встречаются только там, где массивы составляют по площади не менее 1 км². На моховых болотах не встречены, что можно было бы объяснить их низкой продуктивностью. Однако в Ленинградской области, например, полевые жаворонки в последнее время стали образовывать поселения на олиготрофных болотах (Мальчевский, Пу- кинский, 1983). Так что причина в другом. Вероятно, площадь открытых болотных массивов в Приунженской низменности недостаточна для того, чтобы на них формировались поселения жаворонков.

Лесной жаворонек (*Lullula arborea* L.). За весь период работ поющие

самцы отмечены дважды, на зарастающих вырубках у опушки сухого со-
сняка.

Сем. Трясогузовые

Так же, как и жаворонки, трясогузовые кормятся, бегая по горизонтальной поверхности. Кормовые объекты — различных беспозвоночных - они в основном склевывают с той же поверхности или с ближайших частей растений (табл. 4). Трясогузки, кроме того, ловят насекомых путем бросков в воздух или даже догоняют в воздухе летящее насекомое (табл. 5). Они могут путем резкого броска поймать подвижную жертву, находящуюся на субстрате, или схватить ее в момент взлета при вспугивании.

Все трясогузовые нуждаются в присадах для пения, обзора, отдыха. Для этого подходит любой относительно высокий предмет. Лесной конек использует в качестве присад деревья, белая трясогузка — кусты, бревна, сооружения человека, желтая трясогузка - кусты и высокие жесткостебельные травы (табл. 6).

Ценотический ареал семейства включает большую часть нелесных местообитаний - моховые болота, луга, вырубки на ранних стадиях зарастания, а также разреженные леса без подроста, с покровом мхов и лишайников. Высокий густой травяной покров препятствует обитанию трясогузовых, поскольку передвижение по земле для бегающих птиц в нем затруднено. Поэтому из их ценотического ареала исключены открытые евтрофные осоковые болота и заросли влажнотравья. Трясогузовые не селятся также в центральной части сельскохозяйственных полей, а лишь посещают их края. Одна из основных причин избегания полей — вертикальная однородность их растительности, отсутствие присад и укрытий. Другая причина — специфика сезонной динамики растительности: весной поле — это “голая земля”, через месяц - уже “луг”. Весеннее отсутствие дернины мешает поселению желтых трясогузок и коньков, последующее разрастание трав - охоте белых трясогузок.

Местообитания, входящие в ценотический ареал, разделены между представителями семейства. Белая трясогузка занимает участки, лишенные растительности, желтая трясогузка - разнотравно-злаковые луга, лесной конек — мохово-кустарничковые болота, вырубки и разреженные леса.

Белая трясогузка (*Motacilla alba* L.). Обязательное условие обитания белой трясогузки — наличие поверхностей, лишенных растительности, где она добывает большую часть корма. Травяной покров служит препятствием для охоты. Только в поселках нам приходилось наблюдать белых трясогузок, пасущихся среди придорожного мелкотравья; но при этом растения обычно не закрывали голову птицы.

В природных местообитаниях открытые поверхности, благоприятные для охоты белых трясогузок, встречаются в основном в поймах рек. Основная кормовая микростация белых трясогузок в поймах - полоса песка или ила вдоль воды. Используются также различные наносы грунта, размывы

участки, стволы поваленных деревьев. Численность белых трясогузок на р. Унже составила 0,7 пары на 1 км береговой линии (по данным маршрутных учетов). На лесных реках с заросшими берегами встречаются реже.

В результате хозяйственной деятельности человека площадь поверхностей, удобных для кормодобывания белых трясогузок, увеличивается. Высокая численность вида отмечается в поселках (1,6 пары/10 га по данным маршрутных учетов). Здесь, кроме поверхности земли во дворах и на дорогах, используются для охоты различные постройки. На вырубках охотятся на бревнах, дорогах и участках, заваленных порубочными остатками и щепой. Часто селятся также вдоль грунтовых насыпных дорог и вдоль дорог с асфальтовым покрытием. При этом не важно, через какой тип местообитания проходят дороги; главное, чтобы они были достаточно широкими. Вдоль мелких лесных и полевых грунтовых дорог трясогузки не селятся, если рядом нет других участков с нарушенным растительным покровом.

Желтая трясогузка (*M. flava* L.). В отличие от белой, желтая трясогузка не избегает кормиться среди травы. Она, как правило, пасется, склевывая беспозвоночных с земли и нижних частей растений, и сравнительно редко ловит добычу в воздухе. Иногда желтая трясогузка схватывает насекомых и с растений, служащих присадой. Тем не менее, на лугах с высокой (более 50 см) и густой травой не охотится. Если же среди луга есть пятна с нарушенной растительностью — дороги, скотосбои, наносы песка, то их обследует особенно охотно.

Желтые трясогузки в районе работ селятся только на разнотравно-злаковых лугах в пойме р. Унжи и прилегающем к ней лесополевом ландшафте. Евтрофных осоковых болот и жесткостебельного влажно-нотравья избегают. В пойме, где эти фитоценозы соседствуют, обведенные по точкам встреч участки обитания трясогузок могут включать окраины осоковых болот. Однако наблюдения показывают, что летом в зарослях осоки трясогузки никогда не кормятся. Обычно желтые трясогузки образуют поселения из нескольких прилегающих друг к другу территорий обитания. Такие поселения приурочены к участкам, где луговая растительность чередуется с пятнами нарушений.

Лесной конек (*Anthus trivialis* L.) В отличие от трясогузок лесные коньки кормятся только путем собирания, специализированных приемов поиска и добычи корма у них не отмечено. Для успешной охоты коньков необходим хороший обзор (Владышевский, 1980). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в местах их кормодобывания никогда не превышает 50%. Практически весь корм коньки собирают с поверхности земли, лишайниково-мохового покрова и оснований растений.

Условия, необходимые для обитания лесных коньков — отсутствие густого травяно-кустарничкового яруса, подлеска и древостоя, и в то же время

Таблица 1. ВОРОБЬИНЫЕ ПТИЦЫ ОТКРЫТЫХ МЕСТООБИТАНИЙ (*nap/10 га*)

Вид	Болота			Ивняки-луга		Открытые вырубki				Агроценозы	
	Кустарничково-сфагновые (Ho)	Осоково-сфагновые (Hт)	Осоковые (He)	Белокопыт-никовые (А)	Разнотравные (He)	Сухие (X)	Кустарничково-сфагновые (Hт)	Мохово-кустарничковые (Hт)	Разнотравные (He)	Сеяные луга	Поля-посевы
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Полевой жаворонок	-	-	0,1	-	0,3	-	-	-	-	1,4	1,8
Желтая трясогузка	-	-	0,4	2,2	2,0	-	-	-	-	1,7	-
Белая трясогузка	-	-	1,3	1,0	-	0,5	0,9	0,9	0,9	-	-
Лесной конек	2,4	2,0	-	-	-	1,3	2,1	1,5	1,5	-	-
Жулан	-	-	-	-	-	0,5	0,9	2,2	0,9	-	-
Луговой чекан	1,1	-	-	-	0,2	-	-	-	0,4	0,5	-
Обыкновенная каменка	-	-	-	-	-	0,01	-	-	-	-	-
Рябинник	-	-	-	-	-	-	-	-	~	-	0,1
Белобровик	-	-	-	-	0,1	-	-	-	-	-	-
Речной сверчок	-	0,2	0,7	-	-	-	-	-	0,15	-	-
Барсучок	-	-	1,3	0,15	0,2	-	-	-	-	-	-
Садовая камышевка	-	0,3	-	-	-	-	-	-	0,25	-	-
Садовая славка	-	0,2	0,7	-	0,1	-	-	-	0,7	-	-
Черноголовка	-	0,2		-	-	-	-	-	-	-	-
Серая славка	-	0,3	-	0,3	0,3	0,3	0,2	0,2	0,4	-	-
Весничка	0,1	0,9	2,0	0,15	1,7	0,3	-	0,2	-	-	-
Серая мухоловка	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Пухляк	-	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Овсянка-ремез	-	0,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дубровник	-	-	0,2	0,9	1,3						-
Камышевая овсянка	-	-	0,4	0,2	0,2	-	-	-	-	-	-
Зяблик	0,7	1,5	1,3	0,15	-	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Юрок	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чиж*	-	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чечевица	-	-	-	0,3	0,1	-	-	-	-	-	-
Обследовано га	38,0	39,0	27,0	16,9	50,4	18,7	29,0	25,4	43,0	44,0	65,0

Таблица 2. ВОРОБЬИНЫЕ ПТИЦЫ МОЛОДНЯКОВ (пар/10 га)

Вид	Несомкнутые молодняки				Сомкнутые молодняки			
	Сосновые сухие (Х)	Сосновые заболоченные (Нo)	Сосновоберезовые (Нт)	Осиновоберезовые (Не)	Сосновые сухие (Х)	Сосновые заболоченные (Нo)	Сосново березовые (Нт)	Осиново березовые (Не)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Полевой жаворонок	0,2	-	1,2	-	-	-	-	-
Белая трясогузка	0,5	-	0,4	-	-	-	-	-
Лесной конек	2,5	0,6	3,3	1,5	0,4	2,1	1,4	0,5
Жулан	0,4	-	0,6	0,9	-	-	-	-
Крапивник	-	-	-	0,2	-	-	-	-
Лесная завирушка*	-	-	-	-	-	-	0,5	0,05
Зарянка	-	-	-	-	-	-	0,6	0,8
Горихвостка-лысушка	-	-	-	-	0,9	0,4	0,1	-
Луговой чекан	0,7	-	1,3	-	-	-	-	-
Белобровик	0,4	-	1,4	1,7	-	-	-	0,5
Речной сверчок	-	-	-	0,2	-	-	-	-
Садовая камышевка	-	-	0,2	-	-	-	0,2	-
Садовая славка	-	-	-	1,7	-	-	0,04	2,0

Таблица 2. (ОКОНЧАНИЕ)								
Черноголовка	-	-	0,2	-	-	-	0,02	0,3
Серая-славка	-	-	0,2	1,5	-	-	-	0,5
Славказавирушка	-	-	-	-	-	-	0,2	0,1
Весничка	0,7	1,1	1,6	0,4	0,02	3,4	3,3	2,6
Теньковка	-	-	-	-	-	0,1	0,6	0,6
Трещетка	-	-	-	-	0,4	0,2	0,15	0,5
Таловка	-	-	-	-	-	-	0,05	-
Зеленая-пеночка	-	-	-	-	0,1	0,1	0,9	0,6
Желтоголовый королек	-	-	-	-	0,4	0,2	-	-
Серая-мухоловка	-	-	-	-	1,0	0,7		0,1
Мухоловкапеструшка	-	-	-	-	-	-	0,07	-
Малая-мухоловка	-	-	-	-	-	0,2	0,3	0,2
Ополовник*	-	-	-	-	-	-	0,04	-
Пухляк*	-	-	-	-	1,8	1,0	1,0	0,1
Московка*	-	-	-	-	-	0,4		0,05
Хохлатая-синица*	-	-	-	-	0,5	0,3	0,1	-
Большая-синица*	-	-	-	-	-	0,2	0,05	0,4
Обыкновенная овсянка	1,4	0,1	0,8	-	0,1	-	-	-
Овсянкаремез	-	-	-	-	-	0,6	0,7	-
Зяблик	0,05	2,3	-	-	3,0	3,3	5,7	9,0
Юрок	-	-	-	-	-	0,2	0,04	-
Чиж*	-	-	-	-	0,1	0,3	0,1	0,1
Чечевица	0,2		0,05	0,4	-	-	-	0,2
Клестеловик*	-	-	-	-	-	0,4	0,04	-
Иволга*	0,06	0,1			0,02	-	0,01	0,01
Обследовано-га	37,4	15,0	24,6	46,0	31,3	12,0	65,5	54,0

Таблица 3. ВОРОБЬИНЫЕ ПТИЦЫ ЛЕСОВ (пар/10 га, данные усреднены за 1980-1987 г.)

Вид	Высокотравные леса (He)				Кустарничково-разно- травные леса (He)				Мохово-кустарничковые леса (Hт)				Сухие зеленомошные и лишайниковые сосняки (X)		Заболоченные сфагно-вые сосняки (по)	
	Осиново-ольховые	Смешанные	Еловые	Вязово-ольховые	Березовые	Осиновые	Смешанные	Еловые	Сосновые	Березовые	Смешанные	Еловые				
—	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
Белая трясузга	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	2,0		
Лесной конек	-	-	-	-	0,6	0,1	0,2	0,02	0,7	0,6	0,7	-	-	-		
Крапивник	-	-	0,4	-	-	-	0,1	-	-	-	-	-	-	-		
Лесная завирушка*	-	-	0,2	-	-	-	0,03	0,1	-	0,07	0,04	0,07	-	-		
Зарянка	0,6	0,2	1,2	-	1,0	2,0	2,0	0,8	0,3	0,9	1,0	0,5	0,06	0,1		
Соловей	0,6	0,2	0,03	2,5	-	-	-	-	-	-	0,04	-	-	-		
Горихвостка-лысушка	-	0,3	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0,05	-	0,5	1,0		
Черный дрозд*	-	0,05	-	-	-	-	-	0,1	0,01	-	0,01	-	-	-		
Рябинник*	-	-	-	3,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Белобровик	2,0	1,5	0,06	4,0	0,1	-	0,8	-	-	-	0,3	-	-	-		
Певчий дрозд	0,1	0,08	0,3	-	0,07	-	0,4	0,1	0,04	-	0,3	0,03	-	-		
Деряба	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	0,2		

Таблица 3. (ПРОДОЛЖЕНИЕ)														
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Садовая камышевка	0,2	0,3	0,1	2,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Болотная камышевка	-	-	-	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Пересмешка	0,2	1,1	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Садовая славка	4,0	2,8	0,1	8,3	0,1	-	0,3	-	-	0,05	0,2	-	-	-
Черноголовка	0,4	0,8	1,1	1,6	1,7	1,0	0,3	0,1	-	0,3	0,08	-	-	-
Серая славка	0,15	0,8	-	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Славка-завирушка	0,3	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Весничка	2,0	1,1	0,7	2,2	0,8	-	0,6	0,5	0,7	1,1	0,7	0,2	0,3	0,6
Теньковка	2,0	1,0	1,1	-	0,3	0,4	1,2	1,1	1,1	0,3	0,1	0,2	0,3	-
Трещетка	-	-	1,0	0,05	5,2	2,5	2,3	0,6	1,1	1,0	1,2	0,4	1,1	0,3
Зеленая пеночка	3,0	1,5	1,9	1,4	1,7	2,0	1,4	0,8	0,5	1,0	1,1	0,02	0,03	-
Желтоголовый королек	-	-	-	-	0,09	0,2	0,5	0,7	0,08	0,5	0,4	0,2	-	-
Серая мухоловка	0,2	0,2	0,2	0,5	0,03	0,1	0,07	0,1	0,2	0,7	-	0,1	0,7	0,8
Мухоловка-пеструшка	-	0,4	0,4	0,5	-	0,1	0,2	0,05	-	-	0,08	0,1	-	0,2
Малая мухоловка	-	0,09	0,3	-	0,05	0,1	0,6	0,1	0,01	0,1	0,3	0,1	-	-
Оползник*	-	-	0,2	0,02	-	-	-	0,02	-	-	0,2	-	-	-

Таблица 4. МЕСТА ОХОТЫ ВИДОВ СЕМ. ТРЯСОГУЗКОВЫХ (в % от общего времени кормодобывания)

	Белая трясогузка		Желтая трясогузка	Лесной конек
Микростации	Берега водоемов	Поселки	Злаковые луга	Вырубки
Воздух	34	4	2	-
Открытая поверхность земли	33	45	15	-
Другие открытые поверхности (бревна, крыши и т.п.)	30	22	2	-
Поверхность земли, мохового ковра в траве, кустарничках; основания растений:				
а) мелкотравье - высота растений до 10 см	-	29	-	89
б) высота растений - 10-50 см	2	-	62	-
Листва и стебли травянистых растений	2	-	15	-
Ветви кустарника	-	-	4	-
Сухие ветви деревьев	~	-		1 1
Общее время кормодобывания, мин.	111	59	248	267

— наличие хотя бы отдельных деревьев. Их предпочитаемые природные местообитания в Приунженской низменности - кустарничково-моховые и осоково-моховые олиготрофные и мезотрофные болота. Среди лесов выбирают сухие лишайниково-зеленомошные и заболоченные кустарничково-сфагновые сосняки. Древесный ярус в этих лесах разреженный, подрост и подлесок отсутствует, а в напочвенном покрове господствуют мхи и лишайники. В остальных лесах селятся только вдоль опушек. Развитый травяной и кустарничковый покров, подрост и подлесок неблагоприятны для коньков, поэтому с повышением почвенного плодородия численность снижается, а в евтрофных высокотравных и осоковых биотопах их нет совсем. В то же время коньки охотно заселяют любые вырубки независимо от состава срубленного леса. С наиболее богатых вырубок исчезают на 3—4-й год, по мере их зарастания травами и древесной порослью. На более бедных часто встречаются и в несомкнутых молодняках, где придерживаются , полян и участков с разреженным древостоем.

Луговой конек (*A. pratensis* (L.). Отмечены единичные встречи поющих самцов на сырых (в основном щучковых) участках злаковых лугов.

Таблица 5. ЧАСТОТА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТРЯСОГУЗКАМИ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ ПРИЕМОВ ОХОТЫ (в расчете на 10 мин. кормодобыывания)

Приемы охоты	Белая трясогузка	Желтая трясогузка
Преследование в воздухе	1,5	0,1
Броски на субстрат	0,5	0,08
Вспугивание и преследование	0,3	0,08
Время кормодобыывания, мин.	170	246

Сем. сорокопудовые

Жулан (*Lanius collurio* L.). Основу питания жуланов составляют подвижные, заметные издали, крупные насекомые (Птушенко, Иноземцев, 1968). Птицы подстерегают их, сидя на сухих ветвях поваленного

дерева, куче хвороста, отдельно стоящем дереве или кустарнике.

Предпочитаемое местообитание жуланов в районе работ — гари и вырубki на ранних стадиях зарастания. Их привлекает большое количество крупных насекомых-древоточцев, обитающих в отмершей древесине. Изредка жуланы встречаются также в пойме р. Унжи и в лесополевом придолинном ландшафте. Здесь их можно встретить в куртинах кустарника среди лугов и по окраинам поселков.

Большой сорокопуд (*L. excubitor* L.). Гнездование большого сорокопуда отмечено только однажды - в несомкнутом разнотравном осиново-березовом молодняке на краю недоруба.

Сем. крапивниковые

Обыкновенный крапивник (*Troglodytes troglodytes* L.) Крапивники собирают корм с подстилки и травяного покрова, лазая по ветвям живых растений у земли и по валежнику. Для их обитания необходима высокая жесткостебельная травянистая растительность, кустарниковая или древесная поросль в сочетании с обилием поваленных деревьев. Наиболее благоприятными для них биотопами являются высокотравные приручьевые ельники, в которых обычно много вывалов. Большинство крапивников селится вдоль мелких лесных ручьев и речек. В поймах более крупных рек селиться избегают, хотя там сплошь и рядом встречаются подходящие по структуре растительности участки. По-видимому, это связано с ранним прилетом и началом гнездования крапивников, которому мешает затяжное половодье. Гнездятся также по опушкам вырубok, зарастающих высокотравьем, березой и осинкой, в местах, где много неубранных стволов и порубочных остатков.

Сем. завирушковые

Лесная завирушка (*Prunella modularis* L.) Лесные завирушки кормятся на земле, часто между выступающими над землей корнями деревьев,

Таблица 6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ТРЯСОГУЗКОВЫХ ПО МИКРОСТАЦИ-
ЯМ ВО ВРЕМЯ НЕКОРМОВОЙ АКТИВНОСТИ - ПЕНИЕ, ОСМОТР ТЕРРИТО-
РИИ (в % от общего числа регистраций некормовой активности)

Микростанции	Белая трясогузка		Желтая трясогузка	Лесной конек
	Берега водоемов	Поселки	Злаковые луга	Вырубки
Воздух (ориентировочные облеты)	5	4	13	
Открытая поверхность земли, бревна, пни	37	9	8	1
Травянистые растения	-	-	31	-
Кустарники, деревья	15	11	32	99
Прочие высокие присады - провода, столбы и т.п.	42	76	16	
Всего регистраций	73	80	239	163

среди валежника, под кучами хвороста (Птушенко, Иноземцев, 1968). Их распространение тесно связано с определенной стадией восстановления елового леса, характеризующейся наличием куртин густого елового под-роста. Там, где такие куртины есть, завирушки могут встречаться в осино-во-березовых, смешанных и еловых лесах, как молодых, так и взрослых. С другой стороны, хорошо развитый травяно-кустарничковый ярус, видимо, затрудняет поиск корма. В связи с этим завирушки предпочитают леса с кустарничково-моховым покровом, в более богатых кустарничково-разно-травных встречаются реже, а высокотравных лесов избегают.

Сем. дроздовые

Характерным элементом кормового поведения мелких представителей семейства дроздовых являются стремительные прыжки-броски. В движе-нии участвуют не только ноги, но и крылья; птица как бы ныряет в воздух или в заросли. Броски используются в двух различных ситуациях: при пре-

следовании подвижной добычи и для того, чтобы достать корм с поверхности, передвижение по которым неудобно или невозможно (например, земля в густых зарослях, стволы деревьев). С одной стороны, мелкие дроздовые могут охотиться на открытых поверхностях грунта, на ветвях в разреженном лесу за счет преимущественного применения бросков и преследования. С другой стороны, могут кормиться и среди густой растительности, высматривая жертв с присады и затем доставая их путем броска или прыжка. Комбинирование элементов преследования и «проникающих» бросков создает самые разные видовые стереотипы кормового поведения и позволяет мелким представителям семейства заселять различные типы среды.

В Приветлужье мелкие виды дроздовых заселяют все типы биотопов, кроме открытых осоковых болот и сельскохозяйственных полей. Местообитания как бы поделены между массовыми видами. Лиственные влажнотравные леса и заросли с высокой продуктивностью растительности заселяет соловей, низкопродуктивные сухие и заболоченные сосновые леса - горихвостка-лысушка, все остальные лесные местообитания — зарянка. В открытых биотопах гнездится луговой чекан.

Луговой чекан (*Saxicola rubetra* L). Чекан высматривает добычу с невысоких присад — отдельно стоящих жесткостебельных трав, кустарника, древесной поросли. Периодически, в среднем один раз в минуту, он перелетает с одной присады на другую (рис. 5, 6). Поиск корма продолжает и в полете, и иногда ему удается заметить подходящее беспозвоночное с воздуха. Как правило, объекты охоты чекана находятся на земле или в основании травянистого растения. Заметив жертву, он вертикально слетает — «спрыгивает» на землю и через несколько секунд взлетает вновь (табл. 7). Реже задерживается на земле до минуты, но по поверхности никогда не передвигается. Добывает также летающих насекомых, сидящих на листе травянистых растений или кустарников.

На первый взгляд по способу охоты луговой чекан кажется типичным подстерегателем. Однако, видимо, это все же не так. Отчасти он действительно подстерегает крупных подвижных беспозвоночных, передвигающихся в траве у поверхности земли или летающих. Но, с другой стороны, чекан может и просто собирать корм. Присады при этом нужны не для того, чтобы дожидаться появления подвижной жертвы, а для того, чтобы осмотреть участок поверхности, по которому сама птица передвигаться не может.

Чекан — обитатель различных мохово-кустарничковых и злаково-разнотравных открытых биотопов; высокотравья и осоковых болот избегает. Набор его местообитаний включает злаковые луга, моховые болота и ранние стадии зарастания различных вырубок.

Горихвостка-лысушка (*Phoenicurus phoenicurus* L). Горихвостка охотится в основном путем преследования подвижных беспозвоночных в кронах деревьев и в подкроновом пространстве леса. В поисках корма она

обычно быстро перелетает с одной нижней сухой или живой скелетной ветви на другую, осматриваясь на каждой присаде по несколько секунд.

Добычу схватывает, как правило, с живых скелетных или концевых ветвей, реже ловит в воздухе. Передвигаться по охвоенным ветвям избегает и, чтобы добраться до находящихся на них беспозвоночных, пользуется, кроме бросков, зависанием в воздухе. Так же поступает, обнаружив подходящий объект на стволе дерева.

Для охоты горихвостке требуется разреженная древесная растительность, обеспечивающая хороший обзор. В районе работ заселяет низкопродуктивные сосняки - сухие бруснично-зеленомошные и лишайниковые и заболоченные кустарничково-сфагновые. Низкая сомкнутость крон, отсутствие подлеска и подроста обеспечивают здесь подходящие условия коммодобывания.

Соловей (*Luscinia luscinia* L.) Соловей предпочитает кормиться в нижнем пологе леса, перепрыгивая по толстым ветвям деревьев и валежнику. Корм в основном собирает с земли, валежника, оснований стволов, толстых ветвей. Часто обследует укрытые места, где нахождение беспозвоночных наиболее вероятно: залезает под хворост, добирается до основания стволов в кустарниковых зарослях. При этом пользуется бросками на субстрат или, так же, как чекан, прыжками на землю. Обнаружив с низкой присады (ветки, валежника) что-то привлекательное на земле, спрыгивает вертикально вниз, затем взлетает с того же места. В составе корма птенцов соловья в районе работ преобладают гусеницы и личинки пилильщиков (53%), на втором месте — жуки и пауки (23%), около 18% приходится на долю крылатых хорошо летающих насекомых. Остальное составляют дождевые черви.

Соловьи гнездятся в основном во влажнотравном вязово-ольховом лесу — наиболее продуктивном растительном сообществе района работ. Однако густых высокотравных полян среди леса избегают. Изредка встречаются в пойменных лесах других типов. В пойменных ивняках, служащих излюбленными местообитаниями в более южных частях ареала, в Приветлужье встречались крайне редко.

Зарянка (*Erithacus rubecula* L.) Зарянка кормится преимущественно в нижнем пологе леса. Летом во время охоты передвигается в основном по скелетным ветвям подроста, подлеска и нижним ветвям деревьев, реже перепрыгивает по поверхности земли. Так же, как и соловей, зарянка любит обследовать укрытые места: мертвопокровные пятна под куртинами елового подроста и лиственных кустарников, вывалы, основания стволов деревьев в зарослях. Около половины жертв добывает с земли — чаще путем прыжков с низких присад, реже — путем пастьбы. Охотится также на лиственном подросте и деревьях, при этом, кроме собирания, пользуется бросками на ветви.

Весной, когда еще нет травы и листьев на деревьях, соотношение приемов охоты зарянки несколько иное. В это время она часто пасется на земле, иногда также охотится на небольших лесных полянах совсем как чекан:

перелетает с одного низкого куста или сушины на другой и периодически прыгивает на землю.

Биотопическое распределение зарянки в районе работ совпадает с распространением елового подроста. Соответственно, она селится во взрослых лесах и сомкнутых молодняках со средним уровнем продуктивности растительности. Древостой может быть разным: осиновоберезовым, сосновым, еловым или смешанным. Более продуктивные чернично-разнотравные леса зарянка предпочитает кустарничково-моховым. Это отличает ее от лесной завирушки, также связанной в своем распространении с куртинами елового подроста. Вероятно, различия объясняются особенностями кормодобывания птиц. Зарянка в отличие от завирушки большую часть корма высматривает с присады, а не передвигаясь по поверхности земли, поэтому более густая напочвенная растительность не мешает ее охоте. Тем не менее, влажнотравных лесов с густой высокой травой зарянки избегают. В пойменных комплексах, где в травяном ярусе господствует жесткостебельное влажнотравье и осоки, они выбирают более сухие разнотравные гривы с подлеском и формирующимся еловым древостоем. Там, где таких участков нет, например, в вязово-ольховом лесу, зарянки не селятся. Нет их и в низкопродуктивных сухих и заболоченных сосняках, лишенных подроста и подлеска.

Наблюдения за кормовой активностью зарянок в июне показывают, что еловый подрост они в это время используют не слишком часто. По-видимому, периодом, когда формируется зависимое от подроста ели распределение, является ранняя весна. В это время подрост служит не только присадой для осмотра удобной для охоты открытой поверхности земли, но и укрытием для отдыха и на случай опасности. Нам неоднократно приходилось видеть, как зарянки подолгу сидят неподвижно у ствола внутри густой елочки. Летом, после распускания листьев, еловый подрост отчасти теряет для зарянок свою привлекательность и может быть заменен лиственным подлеском или густой порослью липы.

Варакушка (*Cyanosylvia svecica* L.). Варакушка - обитатель ивняков в поймах крупных рек, так же, как соловей, она охотится на земле в густых зарослях. В районе работ единичные встречи отмечены в ивняках поймы Унжи. Так, в 1988 г. поющий самец варакушки отмечен в молодом ивняке, сформировавшемся после изменения русла впадающего в реку ручья. После этого ежегодно в течение 8 лет на этом месте отмечается 1-3 участка обитания. В других же ивняках, в пределах примерно 5-километрового отрезка речной поймы, варакушек нет.

Каменка (*Oenanthe oenanthe* L.). Для охоты каменке необходима открытая поверхность земли или достаточно обширные участки с низкой разреженной травой. Кроме того, на территории ее обитания обязательно должны присутствовать кучи бревен, порубочных остатков, камней, железного лома или чего-то подобного. Они используются в качестве укрытия и одновременно для охоты на крупных подвижных насекомых, которые любят отдыхать в таких местах.

Участков, пригодных для обитания каменок, в районе работ немного, соответственно и численность их невысокая. Чаще всего каменок можно встретить по окраинам поселков возле полевых станков, куда их привлекают остатки брошенной техники. Изредка они гнездятся также на сухих нарушенных участках луга в пойме Унжи (там, где есть оставшиеся после сплава бревна) и на низкопродуктивных захламленных вырубках.

Дрозды собирают корм, передвигаясь по поверхности земли прыжками или шагами и склевывая беспозвоночных с земли или оснований растений. Часто при этом они разгребают подстилку резким боковым движением клюва. Ценолитический ареал массовых видов дроздов в Приветлужье охватывает все типы взрослого леса. Наиболее продуктивные влажнотравные леса занимает белобровик - один или совместно с рябинником; низкопродуктивные сухие и заболоченные сосняки — деряба; леса со средней продуктивностью растительности — певчий дрозд. Кроме того, дрозды заселяют высокопродуктивные молодняки (белобровик), осваивают луга и поля (рябинник). Не попадают в спектр местообитаний рода низкопродуктивные открытые местообитания — мохово-кустарничковые вырубки, молодняки, болота; исключены также евтрофные осоковые болота.

Размеры гнездовых участков дроздов связаны обратной зависимостью с продуктивностью предпочитаемых биотопов. Так, гнездовая территория белобровика в районе работ обычно занимает около 2 га, певчего - 4-6, дерябы — до 10 га. Дерябы могут собирать корм на расстоянии более 300 м от гнезда.

Белобровик (*Turdus iliacus L.*). Основу питания птенцов белобровика составляют дождевые черви. Так, по данным наших наблюдений, из 47 прилетов взрослых белобровиков с кормом в 46 случаях они приносили дождевых червей (98%). Преобладание дождевых червей в корме белобровиков и рябинников подтверждается нашими данными шейных перевязок и литературными материалами о составе птенцового корма (Lubcke, 1975; Мальчевский, Пукинский, 1983). Вероятно, в связи с особенностями птенцового корма белобровики заселяют различные кустарниковые и лесные местообитания с высокой продуктивностью растительности: влажнотравные пойменные и долинские леса, мохово-кустарничковые и разнотравные молодняки. Наибольшая численность белобровиков отмечена в вязово-ольховых высокотравных лесах на склонах долины Унжи и оврагов.

Рябинник (*T. pilaris L.*). Рябинники так же, как и белобровики, выкармливают птенцов в основном дождевыми червями. По нашим наблюдениям, из 46 прилетов взрослых птиц с кормом 37 раз принесли дождевых червей (86%). Однако, в отличие от белобровика, большую часть корма рябинники собирают в полях и лугах (89% всех встреч птиц, собирающих корм для птенцов). При этом они могут удаляться от гнезда не менее чем на 400 м (такие дальние полеты в лесополевом ландшафте на склонах долины Унжи мы отмечали путем прямых наблюдений за птицами). Охота рябинников на лугах и полях возможна благодаря их раннему гнездова-

нию: в конце мая — начале июня, когда в районе работ происходит массовое выкармливание птенцов, на лугах еще много мест, где высота травы не превышает 20 см. Рябинники, выкармливающие поздние выводки, кормиться на луга уже не вылетают.

В районе работ рябинники встречаются только в лесополосном ландшафте вдоль долины Унжи. Их основной гнездовой биотоп — высоко-травные вязово-ольховые леса склонов долины и оврагов.

Певчий дрозд (*T. philomelos* Brehm.). В корме певчих дроздов, кроме червей, значительную долю составляют жуки (Птушенко, Иноземцев, 1968). Распределение певчих дроздов по биотопам определяется наличием елового подроста, служащего укрытием для гнезда. Они заселяют леса со средней продуктивностью растительности: мохово-черничные и чернично-разнотравные, с различным составом древесных пород. Места гнездования певчего дрозда чаще всего приурочены к границам темных еловых и светлых лиственных куртин леса» Протяженность границ и размер куртин определяет численность дроздов (Андриевский, 1970). В связи с этим оптимальны для них смешанные насаждения.

Деряба (*T. viscivorus* L.). Основную часть пищи дерябы, видимо, составляют жуки. Он гнездится в низкопродуктивных сосняках: сухих зеленомошных и лишайниковых и заболоченных кустарничково-сфагновых.

Черный дрозд (*T. merula* L.). Черные дрозды в районе работ редки и отмечаются не каждый год. Держатся во влажнотравных смешанных лесах пойм.

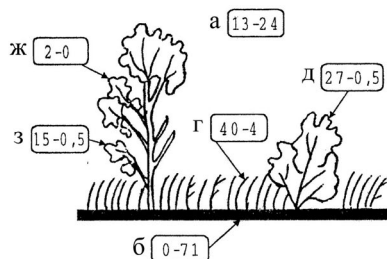
Сем. славковые

Представители семейства славковых добывают корм с листьев и тонких ветвей деревьев и кустарников или с листья крупных жесткостебельных трав. Охота среди листьев ограничивает площадь кормовой поверхности, которую можно осмотреть из одной точки, и заставляет птиц активно перемещаться. Но, видимо, передвижение по концевым олиственным ветвям даже для самых мелких птиц представляет известные трудности. Во всяком случае, во время некормовой активности, когда перед птицами не стоит задача осмотреть как можно больше листьев с ее обилием насекомых, они предпочитают держаться на более удобных скелетных и сухих ветвях. Увеличить обзор и достать беспозвоночных с листьев древесным и кустарниковым представителям семейства помогают специализированные приемы охоты — зависание у концов ветвей, броски на ветви и листья, дотягивание с одной ветви до другой. Броски славковых за добычей короче, чем у представителей других семейств (обычно не больше 0,5 м), и применяются в основном для того, чтобы достать замеченную жертву, а не для того, чтобы поймать подвижное насекомое.

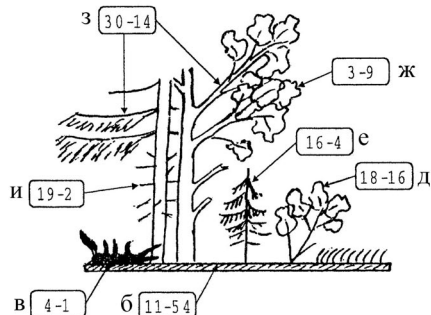
В Приветлужье славковые заселяют все биотопы, где есть лиственные деревья, кустарники или рослые жесткостебельные травы. Из их биотопического ареала исключены низкопродуктивные сухие и заболоченные сосняки, олиготрофные сфагновые болота, открытые вырубки, лишен-

Рисунок 5.

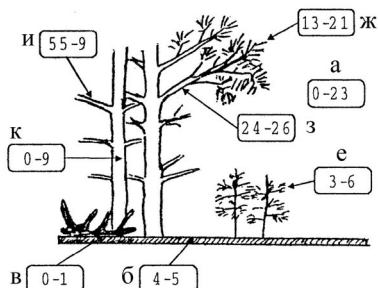
Луговой чекан, злаковые луга



Зарянка, суходольные смешанные леса



Горихвостка-лысушка, сосняки



Соловей, вязово-ольховые леса

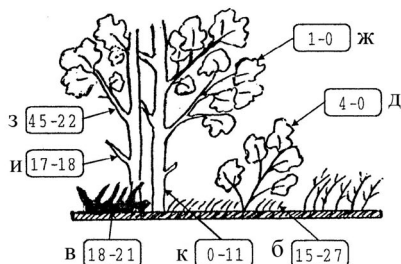


Рис. 5. Места охоты мелких представителей сем. дроздовых. Первая цифра - микро-стации, по которым передвигается кормящаяся птица, вторая - субстрат кормового объекта.

а - воздух; б - поверхность земли, мха, основания растений; в - валежник; г - листва и стебли травы; д - лиственный подрост и кустарник; е - хвойный подрост; ж - тонкие ветви деревьев; з - скелетные ветви; и - сухие ветви; к - стволы.

ные кустарников луга и агроценозы. Наибольшая численность и видовое разнообразие славковых характерно для биотопов с максимальной продуктивностью растительности - пойменных и долинных влажнотравных лесов, где участки древостоя чередуются с высокотравными полянами.

Виды камышевок приспособлены к лазанию по стеблям крупных травянистых растений и вертикальным ветвям густого кустарника - преимущественно ив. Густота листвы в микростациях, где камышевки охотятся и передвигаются большую часть времени, максимальная по сравнению со всеми остальными славковыми (табл. 8). По-видимому, ярко выраженная приспособленность к лазанию среди густых стеблей делает ненужными специализированные приемы охоты. В связи с этим они сравнительно редко используют броски и другие способы кормодобывания, требующие применения крыльев, и охотятся в основном путем пастьбы и дотягивания.

Набор биотопов, в которых могут жить камышевки, в Приветлужье

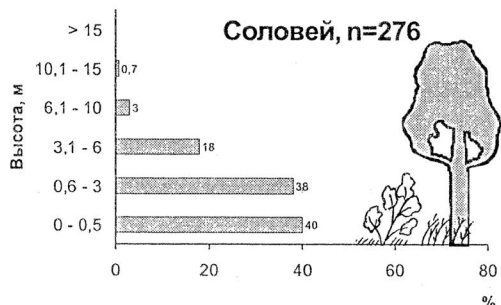
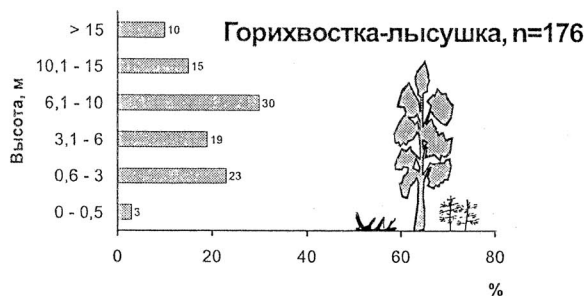
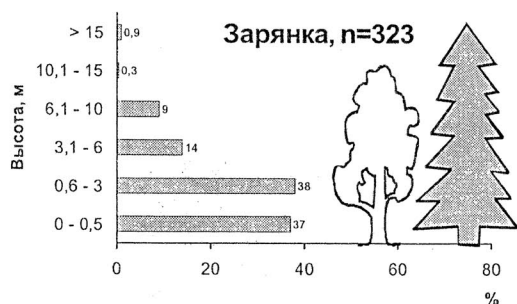


Рис. 6. Вертикальное распределение мелких представителей сем. дроздовых

Таблица 7. ЧАСТОТА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕЛКИМИ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ СЕМ. ДРОЗДОВЫХ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ ПРИЕМОВ ОХОТЫ (в расчете на 10 мин. кормодобывания)

Приемы охоты	Луговой чекан	Горихвостка-лысушка	Зарянка	Соловей
Броски в воздух	1,7	3	-	-
Броски с зависанием	-	2,1	-	0,08
Броски на субстрат	0,4	7,2	0,3	1,8
Прыжки на землю	3,9		0,7	2
Время кормодобывания, мин.	324	66	92	126

невелик. Камышевка-барсучок заселяет евтрофные осоковые болота, болотная и садовая камышевки - местообитания с двудольным жесткостебельным высокотравьем. Два последних вида выбирают биотопы с различной степенью развития древесно-кустарниковой растительности.

Камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus* L.) Барсучок гнездится на открытых евтрофных болотах речных пойм. Он выбирает местообитания, травостой которых состоит преимущественно из высоких, до 1,5 м, жесткостебельных осок *Carex acuta*, *C. atherodes* и хвоща топяного. На мезотрофных болотах, где заросли осок (*C. rostrata*, *C. lasiocarpa*) реже и ниже (до 50—70 см), барсучок не селится. Охотится в основном в толще осокового яруса (табл. 9). Для пения и оглядывания использует отдельно стоящие кусты ив, часто забираясь на их верхушки. Кроме того, для самцов характерны ориентировочные вертикальные "свечки" и облеты участка.

Болотная камышевка (*A. palustris* Becht). Болотная камышевка тесно связана с зарослями двудольного крупнотравья, которое она во время охоты обследует по всему профилю. Растения, пригодные для обитания болотной и садовой камышевок, должны образовывать густые высокие (более 1 м) заросли и иметь толстые (не менее 0,5 см в основании) стебли. Таких видов в районе работ немного: практически все участки обитания камышевок приурочены к парцеллам купыря лесного, бутня душистого, таволги вязолистной или иван-чая. Последние два вида годятся только там, где растения достигают максимального развития. Особой привлекательностью для камышевок отличается купырь. Это связано с особенностями его фенологии: купырь вырастает до 1 — 1,5 м, зацветает обычно в середине - конце июня, крапива, бутень и иван-чай - на две-три недели позже. Поэтому первая, основная волна гнездования садовой и болотной камышевок связана с зарослями купыря. Однако в зависимости от фенологических условий картина может меняться: в годы с ранней теплой весной и началом лета большая часть камышевок гнездится в зарослях бутня.

Большая часть времени охоты болотных камышевок проходит в тол-

ще травы (табл. 9). Они ловко лазают по стеблям, часто используя очень тонкие присады (табл. 11). В качестве постов пения самцы используют в основном также верхушки травянистых растений и лишь изредка взбираются на ветви отдаленно стоящих кустарников. Корм добывают преимущественно (более чем в 50% случаев) путем пастбы, сравнительно редко пользуются дотягиванием и бросками (табл. 10). Часто обследуют соцветия зонтичных, привлекающие к себе большое количество насекомых.

Болотная камышевка держится только в лесопольном ландшафте поймы и долины р. Унжи. Ее предпочитаемые местообитания — заросшие крупнотравьем опушки ольхово-вязового леса склонов долины и оврагов. При этом она не захватывает лесной край опушки, а держится только в открытой полосе крупнотравья между лесом и злаковым лугом или сельскохозяйственным полем. Кроме того, болотную камышевку можно встретить по куртинам бурьяна (купыря и крапивы) среди лугов и возле населенных пунктов.

Садовая камышевка (*A. dumetorum* Blyth). В отличие от болотной, садовая камышевка кормится в зарослях травянистых растений только около трети всего времени. Остальная часть приходится на концевые ветви кустарников и деревьев, расположенных в основном в нижних пологах леса (рис. 7). Некормовая активность также проходит в основном на древесно-кустарниковой растительности. Около 70% жертв садовая камышевка схватывает с листьев, остальное — с поверхности стеблей и тонких ветвей кустарников и деревьев. По набору приемов охоты она очень похожа на виды славок, обитающих совместно с ней — серую и садовую. Немного больше трети жертв добывается путем пастбы, остальное приходится преимущественно на дотягивание до соседних листьев и короткие броски с ветки на листву.

Максимальная численность садовой камышевки, так же, как и болотной, отмечена в вязово-ольховых лесах склонов долины. Но, в отличие от предыдущего вида, она предпочитает небольшие поляны и редины в глубине массива. Если же территория обитания садовой камышевки располагается на опушке, то обязательно включает в себя участок леса. Кроме ольхово-вязовых лесов, садовые камышевки встречаются в пойменных высокотравных лесах с различным составом древостоя, где занимают в основном таволговые редины и поляны. Изредка их можно встретить также на высокопродуктивных зарастающих вырубках с таволжаниками или зарослями иван-чая, смешанными с густой порослью лиственных деревьев.

Сверчки, в отличие от камышевок, больше времени проводят в приземном ярусе. Они приспособлены к обитанию в зарослях, не имеющих жестких стеблей, но характеризующихся кочковатым микрорельефом (Бурский, 1987). Под Ленинградом сверчки собирают корм, как правило, расхаживая (не прыгая) по земле на заросших травой участках, реже в поисках пищи они лазают по стеблям (Мальчевский, Пукинский, 1983). По данным М.В. Калякина и С.М. Смиренского (1986), род сверчков глубоко

Таблица 8. ГУСТОТА ЛИСТВЫ В КОРМОВЫХ МИКРОСТАЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВОРОБЬИНЫХ

Вид	Число регистраций птиц в микростациях с различной густотой листвы, %				Средняя густота	Число регистраций
	густота < 25%	густота 25-50%	густота 51-75%	густота > 75%		
Болотная камышевка	8	12	4	76	74,5	51
Садовая камышевка	23	33	10	35	52,1	191
Серая славка	32	42	24	3	37,4	88
Садовая славка	32	46	21	1	35,4	199
Черноголовка	38	34	28	-	35,0	73
Пересмешка	30	58	12	-	33,0	86
Весничка	32	40	25	3	37,3	331
Теньковка	35	50	15	1	33,3	87
Трещотка	60	28	1 1	1	25,8	159
Зеленая пеночка	27	57	16	~	34,8	269
Желтоголовый королек	29	62	9	-	32,5	192
Серая мухоловка	63	34	2	-	22,0	100
Малая мухоловка	77	19	4	-	18,6	69
Пухляк	54	31	15	0,5	28,2	412
Хохлатая синица	57	32	11	1	26,9	111
Большая синица	52	30	16	2	29,5	63
Чиж	50	41	9	-	27,3	122
Чечевица	59	29	12	-	25,8	58
Снегирь	63	24	12	-	24,4	41
Зяблик	45	38	14	3	31,2	321

адаптирован к передвижению по твердому и ровному субстрату шагом или бегом. Биотопическое распределение сверчков в Приветлужье совпадает с распределением камышевок.

Речной сверчок (*Locustella fluviatilis* Wolf) Основные местообитания речного сверчка — окраины евтрофных осоковых болот и поляны двудольного крупнотравья среди пойменных лесов различного состава. Изредка

его можно встретить на зарастающих высокопродуктивных вырубках - в тех же местах, где гнездится садовая камышевка.

Сверчок (*L. naevia* Bodd.). В районе работ редок. Единичные встречи поющих самцов отмечались в куртинах бурьянного крупнотравья (купырь, крапива, бодяк полевой) среди лугов.

Представители рода славок кормятся на ветвях деревьев и кустарников, склевывая беспозвоночных с листья и тонких веток. По густоте листы микростаии, в которых они держатся, уступают только микростаиям камышевок (табл. 8). Характерный способ охоты славок - дотягивание с одной ветки до другой или до соседних листьев. На его долю приходится 25-30% всех регистраций кормового поведения славок разных видов. Дотягивание славок отличается от других видов, использующих этот способ охоты, своей длиной. Так, славки могут с его помощью достать жертву, находящуюся в 5-7 и даже в 10 см, в то время как остальные птицы редко используют этот маневр на дистанции больше 4 см. 30-40% жертв славки добывают путем пастбы. Кроме того, они пользуются бросками на субстрат, реже - зависанием у концов ветвей. В составе корма птенцов Черноголовки и садовой славки, по нашим данным, преобладали гусеницы и личинки пилильщиков (соответственно 79 и 52%), остальная часть приходилась на долю жуков и пауков (6 и 17%) и хорошо летающих насекомых (6 и 29%).

Передвигаться во время охоты и некормовой активности славки предпочитают по более удобным скелетным ветвям (табл. 9). Однако

их кормовые объекты в большинстве находятся на листьях (65—75%) и поверхности концевых ветвей. Поэтому для того, чтобы добыть корм, им приходится перемещаться на тонкие ветви. Они служат присадой в момент охоты примерно в 3/4 случаев. В ходе наблюдений в вязово-ольховом лесу было выявлено предпочтение славками нижних высотных пологров (рис. 7). Однако предпочтения кустарникам подлеска они не отдавали, охотились в основном в нижней части древесных крон. Существенных различий в наборах микростаии и способов охоты между разными видами славок выявить нам не удалось.

Три массовых вида славок района работ — серая, садовая и Черноголовка — гнездятся в наиболее продуктивных высокотравных и разнотравных растительных сообществах. Их местообитания отличаются по характеру и степени развития древесно кустарниковой растительности. Четвертый вид — славка-завирушка — селится в сосново-березовых молодняках со средней продуктивностью растительности.

Серая славка (*Sylvia communis* Lath.) селится в открытых биотопах с отдельными кустарниками или куртинами древесной поросли. Чаще всего ее можно встретить на закустаренных разнотравных лугах, по опушкам вязово-ольховых лесов и в несомкнутых молодняках различных типов, кроме сухих и заболоченных низкопродуктивных сосняков. В молодняках серая славка выбирает разреженные участки.

Садовая славка (*S. borin* Bodd.) предпочитает высокотравные ли-

**Таблица 9. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО МИКРОСТАЦИЯМ КАМЫШЕВОК И СЛА-
ВОК, %**

А. Некормовая активность (пение, осмотр)

Микростации	Камышевка- барсучок	Болотная камышевка	Садовая камышевка	Садовая • славка	Черноголовая славка
Травянистые растения	11	89	16	-	-
Кустарники, лиственный подрост	89	-	13	8	20
Тонкие ветви деревьев	-	9	47	10	17
Скелетные ветви деревьев	-	2	24	75	64
Сухие ветви деревьев	-	-	-	7	-
Всего регистраций	134	33	72	234	155

ственные леса пойм к склонов долины. Реже встречается в разнотравных лиственных молодняках. В отличие от предыдущего вида из зарастающих вырубок заселяет только типы с высокой продуктивностью растительности, где активно происходит порослевое возобновление лиственных деревьев и формируются густые сомкнутые куртины.

Черноголовка (*S. airicapilla* L.) - обитатель взрослых влажнотравных и кустарничково-разнотравных лесов. В отличие от садовой славки среди пойменных высокотравных лесов не выбирает лиственные, а гнездится в различных типах — лиственных, смешанных и еловых, независимо от состава древостоя. Заселяет и высокопродуктивные кустарничково-разнотравные леса вне пойм, но среди них предпочитает лиственные - берзовые и осиновые.

Славка-завирушка (*S. curruca* L.) — вид сибирского фаунистического комплекса, в отличие от трех предыдущих, отнесенных к европейскому (Штегман, 1938). Она предпочитает более таежные по облику сообщества — сосново-берзовые мохово-кустарничковые молодняки, а также пойменные смешанные леса.

Ястребиная славка (*S. nisoria* Bechst.). До начала 90-х годов в районе

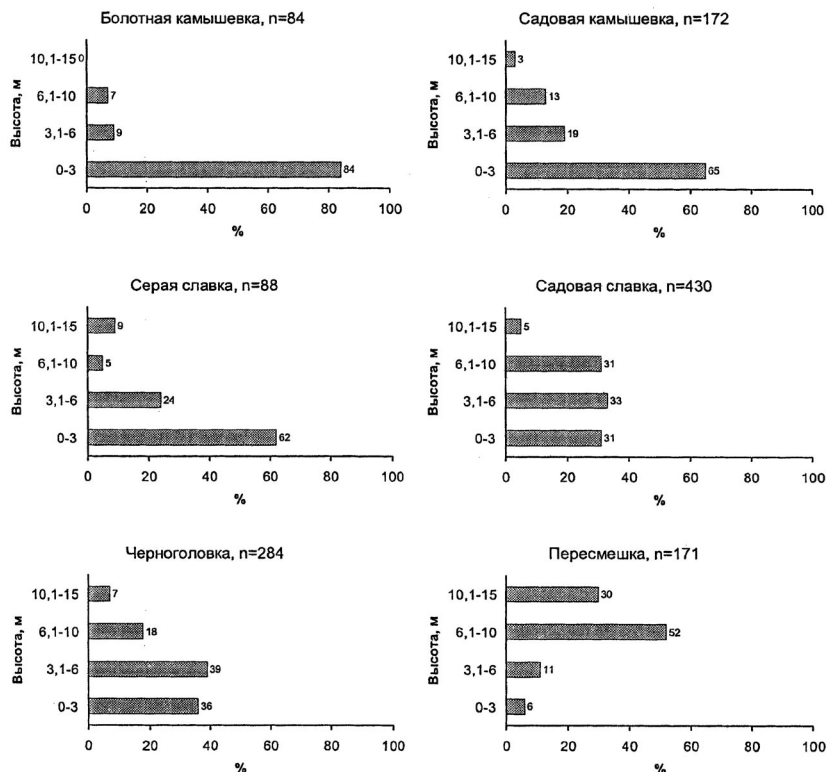


Рис. 7. Вертикальное распределение камышевок, славок и пересмешки в вязово-ольховом лесу.

работ отмечены единичные встречи этого вида. Около 1992 г. ястребиная славка начала регулярно гнездиться в лесополосовом ландшафте, прилегающем к долине р.Унжи, и к 1995 г. ее встречи здесь не составляли редкости. Птицы держатся в небольших куртинах кустарника и древесной поросли среди суходольных лугов. В отличие от серых славок, ястребинные славки избегают зарослей высокого жесткостебельного влажнотравья; травостой на их участках обычно невысокий, а кустарники - крупные и стоящие разреженно.

Причины роста численности ястребиной славки состоят скорее всего в появлении в достаточном количестве подходящих местообитаний. Суходольных лугов, пригодных для ее обитания, в районе работ мало; они имеют антропогенное происхождение и расположены в основном вблизи населенных пунктов. До конца 80-х годов все эти луга использовались как пастбища или сенокосы, и кустарники на них уничтожались. В начале 90-х годов в связи с сокращением населения стал проводиться в основном лишь в тех местах, где можно использовать технику. Значительная часть

Таблица 10. СПОСОБЫ ОХОТЫ СЛАВОК И КАМЫШЕВОК

	Болотная камышевка	Садовая камышевка	Серая славка	Садовая славка	Черноголовка
Маневр, %					
Пастьба	54	36	35	40	31
Дотягивание	24	29	33	24	24
Подвешивание	-	6	2	6	6
Броски	19	23	18	18	34
Прыжки в воздух	-	1	2	2	1
Броски с зависанием	1	6	8	10	4
Падающий полет	-	-	2	-	-
Атака,%					
Склеивание	100	100	94	98	99
Выклеивание	-		5	2	1
Расклеивание	-	-	1	-	-
Всего регистрации	70	179	88	198	72
Средняя дистанция бросков, см	30	29	31	30	26
Число бросков	11	54	25	66	10
Число маневров с по- летом и прыжками на 1 мин. охоты	0,8	0,8/1,5*	нет данных	2,1	1,5
Время наблюдений, мин.	18	13/40	-	35	46

** первая цифра — во время охоты на траве, вторая - на деревьях и кустарниках.*

небольших лугов по краям поселков и опушек оказалась заброшенной и начала зарастать кустарником и древесной порослью. Такие ранние стадии зарастания суходольных лугов и служат подходящим биотопом для ястребиной славки.

Пеночки собирают корм на деревьях, как правило, в периферических частях крон. Густота листвы в их микростациях обычно немного ниже, чем у камышевок и славок (табл. 8). Пеночки реже, чем славки, кормятся путем пастьбы (16-25% регистраций) и дотягивания (около 10-20% регистраций), но чаще используют маневры, требующие применения крыльев — броски

Таблица 11. ДИАМЕТР ПРИСАД НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Вид	Число регистраций, %				Средний диаметр присады		Число регистраций
	1—4 мм	5-9 мм	10—20 мм	>20 мм	до 20 мм	по всем данным	
Болотная камышовка	57	34	6	3	4,4	5,8	70
Садовая камышовка	44	29	26	1	6,8	7,1	172
Серая славка	43	31	20	6	6,1	8,0	88
Садовая славка	33	27	30	10	7,6	10,4	190
Черноголовка	36	26	28	10	7,9	11,0	72
Пересмешка	37	29	18	16	6,0	12,8	83
Весничка	32	36	28	4	7,1	8,1	284
Теньковка	42	28	24	6	6,3	8,6	85
Трещотка	23	27	44	6	9,4	11,4	154
Зеленая пеночка	26	21	49	5	10,2	11,7	257
Желтоголовый королек	37	20	34	9	7,5	11,6	182
Серая мухоловка	7	16	48	32		19,7	91
Малая мухоловка	18	10	34	37	12,2	22,0	67
Пухляк	30	21	34	15	8,0	16,7	388
Хохлатая синица	17	40	25	18	8,2	13,5	102
Большая синица	36	12	42	10	9,7	12,9	59
Чиж	60	21	18	1	5,9	6,7	110
Чечевица	45	15	36	4	7,2	8,9	53
Снегирь	7	8	65	20	-	17,1	40
Зяблик	20	20	42	19	9,8	16,0	313

и зависание в воздухе (табл. 12). Эти приемы нужны пеночкам главным образом для того, чтобы доставать беспозвоночных с нижней поверхности листьев, находящихся над птицей. Броски пеночек короткие — обычно до 50 см, и большая часть их направлена вверх. Редким, но характерным приемом охоты пеночек является падающий полет, когда птица догоняет в воздухе гусеницу или жука, пытающихся спастись путем падения. Дотягиванием пользуются в основном на коротких дистанциях — 2-3 см.

Все пеночки во время охоты перемещаются по концевым олиственным ветвям почти так же часто, как по скелетным (табл. 13). Это отличает их от славок, которым передвигаться по тонким веткам труднее. При некормовой активности пеночки предпочитают более прочные и удобные сухие и скелетные ветви, кроме тех случаев, когда поют на верхушках деревьев. Около 70% кормовых объектов пеночек находится на листьях и хвое, остальные — на поверхности тонких периферических ветвей. Поэтому основной присадой в момент охоты служат тонкие ветви (более 70% регистраций).

Обязательным условием обитания пеночек служит наличие древостоя с участием лиственных деревьев или полога рослых лиственных кустарников. Они отсутствуют в открытых биотопах - в агроценозах, на лугах и осоковых болотах, даже если там есть отдельные кустарники или поросль деревьев, на ранних стадиях зарастания вырубок и гарей. Их нет и в низкопродуктивных сухих и заболоченных сосняках, лишенных примеси лиственных пород. Препятствием для обитания пеночек служит также сомкнутый ярус жесткостебельного высокотравья. Из-за мозаичности растительности часто создается впечатление предпочтения пеночками влажнотравных пойменных лесов. Однако анализ размещения территорий обитания показывает, что они всегда приурочены к сухим низкотравным гривам, луговинам или другим участкам, лишенным жесткостебельного влажнотравья. Низкотравные пятна могут занимать лишь часть гнездовой территории, но являются обязательным условием обитания птиц.

В сумме четыре массовых вида пеночек — весничка, трещотка, зеленая пеночка и теньковка - занимают практически все лесные биотопы района работ — от несомкнутых молодняков до взрослых темнохвойных лесов. Исключение составляют хвойные древостой, лишенные/ хотя бы примеси лиственных пород: низкопродуктивные заболоченные и сухие сосняки. Весничка выбирает молодые леса, ивняки и опушки. Ценоотические ареалы трех других видов, обитающих во взрослых лесах значительно перекрываются.

Весничка (*Phylloscopus trochilus* L.). Среди четырех массовых видов пеночек района работ весничка наиболее приспособлена к передвижению и охоте в густой растительности с тонкими ветвями. Диаметр присад, на которых она находится в момент схватывания добычи, наименьший среди пеночек (табл. 11). А плотность листвы в ее кормовых микростанциях макси-

мальная не только среди пеночек, но и среди славков (табл. 8). При этом во время охоты весничка одинаково ловко лазают по тонким концевым ветвям различных деревьев и кустарников, включая молодую березу. Это отличает ее от славков, которые предпочитают при поиске корма передвигаться по более толстым ветвям и перемещаются на тонкие ветви преимущественно в момент схватывания добычи.

По-видимому, в связи с охотой среди густой листвы весничка реже других пеночек использует маневры с применением крыльев, предпочитая пастьбу и дотягивание. Число дотягиваний на дистанции 4—6 см у веснички немного больше, чем у других пеночек; в среднем длина дистанции дотягивания у нее составляет 3,3 см, а у остальных пеночек - 2,7 см.

Анализ использования деревьев различных пород показал, что в пределах участка обитания веснички в основном не делают между ними различий. Частота перемещений весничек по разным деревьям примерно соответствовала доле участия пород деревьев в составе древостоя (табл. 14). Однако число поимок корма на хвойных деревьях было все же немного ниже, чем на лиственных (рис. 8). Среди лиственных деревьев веснички сравнительно редко использовали осину и избегали селиться там, где она

Таблица 12. СПОСОБЫ ОХОТЫ ПЕНОЧЕК И ПЕРЕСМЕШКИ

	Весничка	Трещотка	Зеленая пеночка	Теньковка	Пересмешка
Маневр, %					
Пастьба	25	16	21	25	25
Дотягивание	20	9	10	17	25
Подвешивание	5	1	2	6	1
Броски	24	45	46	24	36
Прыжки в воздух	0,5	-	1	2	2
Прыжки на субстрат	0,5	1	1	-	~
Броски с зависанием	21	24	17	23	11
Зависание "с места"	2	2	0,5	3	-
Падающий полет	2	1	1	-	-
Атака, %					
Склеивание	99	99	100	99	93
Выклеивание	1	1	-	1	7
Всего регистраций	330	163	273	88	85
Средняя дистанция бросков, см	33	38	24	27	39
Число бросков	146	115	179	39	40
Число маневров с полетом и прыжками на 1 мин. охоты	1,8	4,4	4,0	2,8	1,5
Время наблюдений, мин.	232	127	72	45	29

господствовала в составе древостоя. Распределение весничек по высотным пологам леса во время охоты равномерное (рис. 9). Поющие самцы чаще держатся в верхней части крон, особенно в молодняках и ивняках (рис. 10).

Веснички предпочитают селиться в различных молодняках (не встречаются лишь в сухих молодых сосняках), а также во взрослых влажнотравных лесах пойм и склонов долины. Анализ размещения территорий обитания показывает, что во взрослых лесах веснички гнездятся преимущественно вдоль опушек. Так, в осиново-березовых, смешанных и хвойных лесах с участием ели к опушкам было приурочено около 75% всех зарегистрированных участков, в вязово-ольховом лесу - более 80%. Вдоль полян и вырубок держались все птицы в заболоченных сосняках и более 2/3 - в сухих. В сомкнутых осиновых и березовых молодняках веснички также придерживаются опушек. В несомкнутых молодняках, сомкнутых молодняках из березы и сосны, ивняках размещение участков беспорядочное - местообитания заселены птицами «сплошь». В смешанных лесах пойм картина размещения территорий также кажется беспорядочной, однако здесь веснички нуждаются в сухих низкотравных гривах, и расположение участков определяется их встречаемостью. По данным картирования, в вязово-ольховом лесу веснички избегают высокотравья и селятся лишь вдоль его границ с низкотравными луговинами.

Трепещотка (*P. sibilatrix* Becht). В противоположность весничке, трещотка большую часть своей добычи - около 3/4 всех кормовых объектов - добывает путем бросков. Около трети бросков заканчиваются трепещущим полетом. Броски трещотки в среднем примерно в полтора раза длинее, чем у пеночек других видов. В соответствии с таким способом добычи корма, трещотки выбирают для охоты микростаии с более редкой по сравнению с другими видами славковых листвой (табл. 8). Так, более 50% регистраций их кормового поведения приходится на участки с плотностью листвы менее 25%. Присады, которыми пользуются трещотки для охоты, сравнительно толстые (табл. 11).

Большую часть времени трещотки собирают корм в нижних частях крон и на отдельных ветвях под кронами. Пространство под кронами деревьев используется и для демонстрации границ территории, при пом самец с песней перелетает с нижней ветви одного дерева на другое. Из разных видов деревьев в пределах участков обитания трещотки отдают отчетливое предпочтение березе. При низком содержании хвойных деревьев в составе леса их избегание выражено слабо, с: ростом доли участия - увеличивается.

Трещотки селятся во взрослых лиственных, смешанных и сосновых лесах, реже — в ельниках. Предпочитают древостой с преобладанием березы и осины. Избегают влажнотравных местообитаний, не отмечены в сфагновых заболоченных сосняках.

Зеленая пеночка (*P. trochilloides* Sund.) По набору приемов кормодобывания зеленая пеночка занимает промежуточное положение между весничкой и трещоткой. Примерно две трети корма она добывает путем бросков. В то же время, нередко и пасется, но избегает пользоваться до-

тягиванием. Густота листвы в микростациях, где охотятся зеленые пеночки, средняя, а используемые ими присады по сравнению с остальными видами славковых и другими кронниками очень толстые. Это неудивительно, так как среди древостоя на участках обитания они выбирают взрослые осины, старые березы и ольху. Это деревья со сравнительно разреженными кронами и толстыми ветвями. Так, у старой осины диаметр самых тонких периферических ветвей больше 5 мм. Среди всех пеночек у зеленой избегание хвойных деревьев выражено наиболее сильно.

Распределение зеленых пеночек по высотным пологам леса зависит от размещения крон. Во время кормодобывания они не отдают предпочтения верхней или нижней части крон, но, в отличие от трещоток, избегают пространства под кронами. Поющие самцы чаще держатся в верхних высотных пологах.

Зеленая пеночка селится во взрослых лесах, предпочтительно с высокой продуктивностью растительности: кустарничково-разнотравных и пойменных влажнотравных. Избегает сосняков и мохово-кустарничковых ельников.

Несмотря на высокую численность в пойменных лесах зеленая пеночка, так же как и другие виды пеночек, избегает участков с густым жесткостебельным высокотравьем. Так, анализ размещения ее участков во влажнотравно-вязово-ольховом лесу показал, что все они приурочены к хорошо дренируемым местам, занятым разнотравьем.

Теньковка (*P. collybita* Vieill). Кормовое поведение теньковки сходно с поведением веснички, хотя приемы охоты с применением крыльев она использует немного чаще. Так же, как зеленые пеночки, теньковки охотятся на взрослых деревьях со средней густотой крон, но достают корм чаще путем пастьбы на тонких ветвях, чем путем бросков. В связи с этим они пользуются более тонкими приездами.

Предпочтение или избегание деревьев различных пород в пределах участков обитания у теньковок не выражено ни при перемещении, ни по числу хваток корма. В отличие от всех остальных пеночек теньковки ни в том, ни в другом случае не избегали хвойных пород деревьев. Вертикальное распределение теньковок характеризуется предпочтением верхних частей крон и во время охоты и, в особенности, во время пения.

Для гнездования теньковки выбирают взрослые леса с участием хвойных пород в составе верхнего яруса и с развитым еловым подростом. Лишенных подроста ели влажнотравных лиственных лесов, а также сухих и заболоченных сосняков избегают.

Пересмешка (*Hippolas icterina* Vieill.). По набору приемов охоты и выбору кормовых микростаций пересмешка очень похожа на пеночек. Так же, как и пеночки, она схватывает основную часть кормовых объектов с листвы деревьев, использует в качестве присады в момент охоты тонкие концевые ветви деревьев и по этим же концевым ветвям перемещается около половины времени при поиске корма. Способ охоты пересмешки ближе к весничке и теньковке: значительную часть корма она добывает

Таблица 13. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕНОЧЕК И ПЕРЕСМЕШКИ ПО МИКРОСТАЦИЯМ

А. Распределение самцов во время пения					
	Весничка	Трещотка	Зеленая пеночка	Теньковка	
Лиственный подрост, кустарник	-	2	-	-	
Деревья					
Концевые ветви	32	19	34	50	
Скелетные ветви	55	30	37	34	
Сухие ветви	13	49	28	16	
Всего регистраций	523	830	683	339	
Б. Передвижение во время охоты					
	Весничка	Трещотка	Зеленая пеночка	Теньковка	Пересмешка
Листв енный подрост, кустарник	-	4	-	1	-
Деревья					
Концевые ветви	43	36	42	32	56
Скелетные ветви	53	39	51	46	33
Сухие ветви	4	21	7	21	1 1
Всего регистраций	543	518	503	325	86

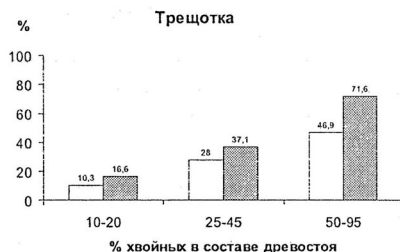
путем пастбы и дотягивания. Однако, в отличие от пеночек, она сравнительно редко пользуется фепещущим полетом, что, видимо, связано с ее более крупными размерами.

Основную часть времени пересмешки держатся в средних частях крон деревьев, реже встречаются в верхних. Нижних частей крон и пространства под кронами, в отличие от славков, избегают. Подавляющая часть птиц, за которыми проводились наблюдения, кормилась на ольхе. По-видимому, пересмешки приспособлены к охоте в не особенно густых кронах со сравнительно толстыми концевыми ветвями, то есть, в первую очередь к

Таблица 13. (ПРОДОЛЖЕНИЕ)

В. Присада в момент схватывания корма					
>	Весничка	Трещотка	Зеленая пеночка	Теньковка	Пересмешка
Листья, иголки	0,9	-	0,4	-	-
Концевые ветви	80	71	86	76	72
Скелетные ветви	18	25	11	16	26
Сухие ветви	2	4	3	7	2
Стволы	-	0,6	-	1	-
Трава	0,3	-	-	-	~
Всего регистраций	331	157	270	86	85

Г. Местонахождение кормового объекта					
	Весничка	Трещотка	Зеленая пеночка	Теньковка	Пересмешка
Листья	62	56	67	34	75
Иголки	9	8	11	30	5
Концевые ветви	18	16	10	23	12
Скелетные ветви	7	10	2	3	2
Сухие ветви	0,6	2	3	5	-
Стволы	0,3	4	0,4	1	4
Цветы, плоды	2	-	2	~	-
Трава, земля	-	0,6	2	~	1
Воздух	2	4	3	3	1
Всего регистраций	323	154	267	86	85



□ — % птиц, кормящихся на хвойных деревьях
 ■ — средний % хвойных деревьев в составе леса

Рис. 8. Использование пеночками хвойных и лиственных деревьев, в зависимости от состава леса

широколиственным деревьям.

В составе корма птенцов пересмешек, по данным наблюдений в вязо-ио-ольховом лесу, преобладают гусеницы и личинки пилильщиков - 47%, а также хорошо летающие насекомые (двукрылые, перепончатокрылые, мелкие бабочки) — 44%. Остальное приходится на жуков и пауков.

Пересмешки гнездятся во влажнотравных смешанных и лиственных песах. Обилие в районе работ очень сильно колеблется от года к году.

Бормотушка (*H. caligata* Licht.). Впервые отмечена в районе работ в 1993 г. Встречается на сухих лугах с отдельными невысокими густыми кустарниками (шиповником, ивами), только в лесопольном ландшафте вдоль р. Унжи. По-видимому, появление бормотушки, так же, как и ястребиной славки, связано с прекращением сельскохозяйственного использования значительной части сухих лугов и с появлением на них кустарников.

Сем. мухоловковые

Мухоловки обычно представляются типичными подстерегателями: это птицы, которые, сидя на присаде, поджидают пролетающее насекомое и, заметив его, ловят в воздухе. По нашим наблюдениям, действительно, более 80% своих жертв мухоловки добывают путем бросков. Броски мухоловок за добычей «длинные» — значительная их часть больше метра,

Таблица 14. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕНОЧКАМИ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ ВО ВРЕМЯ КОРМОДОБЫВАНИЯ С СРЕДНЕМ ПО РАЗНЫМ БИОТОПАМ

Приведены коэффициенты использования — отношение доли регистрации активности птиц к доле участия вира дерева в составе леса

	Весничка	Трещотка	Зеленая пеночка	Теньковка
Ель	1,1	0,5	0,04	0,7
Сосна	0,7	0,5	0,4	1,1
Береза	1,0	2,5	1,6	1,1
Осина	-	0,5	2,2	1,0
Ольха	1,0	-	0,6	-

Прочерк означает, что на участках наблюдений вид дерева отсутствовал

изредка отмечаются случаи преследования добычи в воздухе на расстоянии до 5—8 м. Однако, большая часть бросков обычно делается не в воздух за летящим насекомым, а на субстрат, по которому мухоловкам неудобно передвигаться: листву деревьев, поверхность веток и стволов, землю. Доля бросков в воздух составляет около половины кормовых маневров только у серой мухоловки, у пеструшки же и малой

мухоловки — не больше 15%.

Для того, чтобы эффективно использовать свой способ охоты, мухоловкам необходимы участки негустой растительности и удобные присады, с которых можно было бы осматривать большую площадь кормовой поверхности. Плотность листвы в местах их охоты обычно меньше 25% (табл. 8). В качестве присад чаще всего используются сухие и скелетные ветви деревьев (табл. 15). Для охоты мухоловки выбирают либо опушки и разреженные участки древостоя, либо пространство под кронами и в нижней части крон деревьев. Внутреннюю часть крон деревьев может использовать для охоты только малая мухоловка. Два вида мухоловок - серая мухоловка и пеструшка — предпочитают селиться в разреженных лесах. Это либо низкопродуктивные сухие и заболоченные сосняки, либо высокопродуктивные влажнотравные смешанные и лиственные леса, где участки более или менее сомкнутого древостоя чередуются с полянами.

Набор предпочитаемых местообитаний мухоловок в Приветлужье охватывает все взрослые леса, за исключением осиново-березовых. Предпочитаемые местообитания видов различаются. Так, максимум численности серой мухоловки приходится на низкопродуктивные сухие и заболоченные сосняки, а пеструшки (в естественных условиях, без учета развески дуплянок) - на влажнотравные леса пойм и склонов долины. Малая мухоловка предпочитает леса со средним уровнем продуктивности - смешанные, реже еловые. В мелколиственных лесах все виды мухоловок редки, отчасти из-за недостатка дупел, отчасти потому, что структура древостоя неудобна для охоты «мухоловочным» способом. Стволы берез и осин быстро очищаются от сухих сучьев, из-за этого в таких лесах мало присад; кроны деревьев густые, сомкнутость их высокая, поэтому осматривать большую

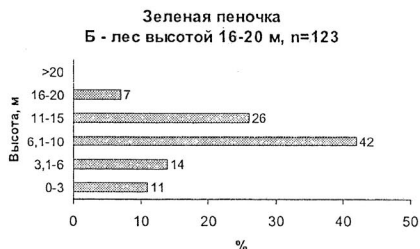
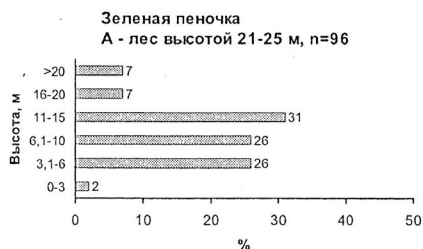
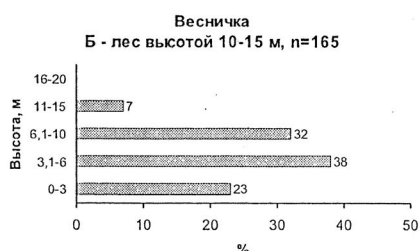
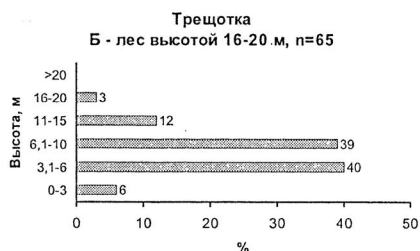
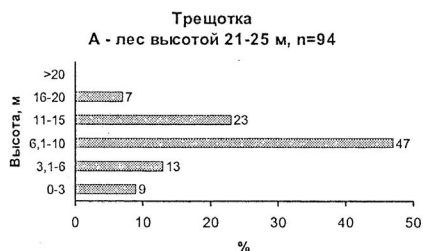
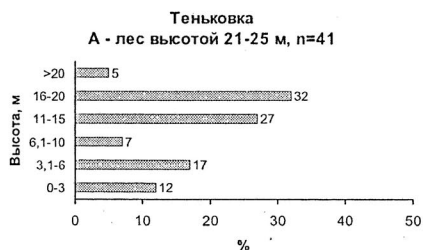


Рис. 9. Вертикальное распределение пеночек во время охоты в зависимости от высоты леса

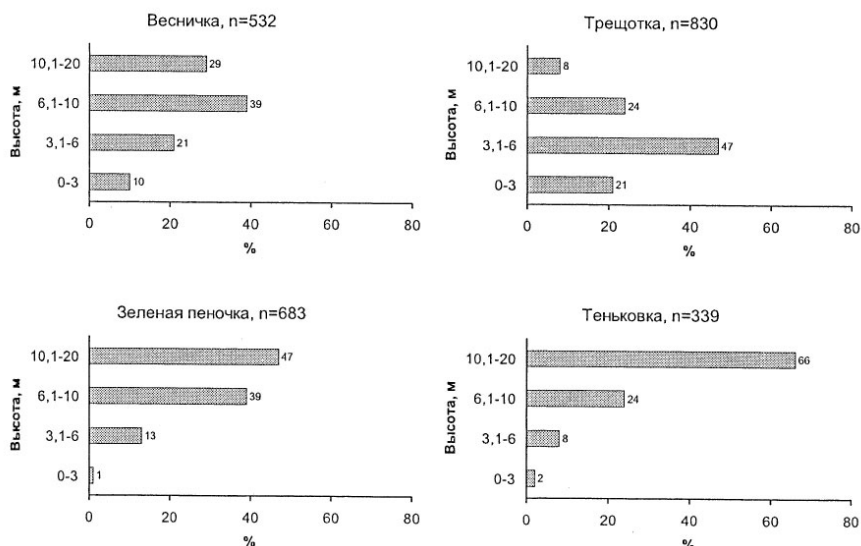


Рис. 10. Вертикальное распределение поющих самцов пеночек

поверхность кормодобыывания с одной точки не удается.

Серая мухоловка (*Muscicapa striata* Pall.). Серая мухоловка - единственная из всех лесных воробьиных птиц района работ — специализируется на охоте за летящими насекомыми. В воздухе серые мухоловки ловят в среднем от трети до половины всей своей добычи. Птицы, живущие в лиственных лесах, часто схватывают беспозвоночных также с листы и тонких веток на периферии крон (табл. 15). В сосняках субстратом кормовых объектов служат стволы, скелетные и сухие ветви. Насекомые, находящиеся на тонких ветках сосны среди хвои, для серых мухоловок недоступны, так же, как и насекомые из внутренних частей крон лиственных деревьев.

Основной способ охоты серых мухоловок — броски, которыми они добывают как сидящих, так и летящих насекомых (85% из 295 регистраций кормового поведения).

Около 20% бросков сочетаются с преследованием в воздухе летящего насекомого, еще около 15% - с зависанием в воздухе возле поверхности, на которой находится объект охоты. Путем собирания добывают менее 15% корма.

Во время охоты серые мухоловки придерживаются опушек, пол или разреженных участков леса. В лиственных лесах присадами чаще всего служат скелетные ветви деревьев, в сосняках — сухие ветки. Толщина присад составляет обычно 1—2 см (табл. 11). Вертикальное распределение серых мухоловок меняется в зависимости от структуры растительности на конкретных участках обитания, погоды, времени суток. В среднем они не отдают заметного предпочтения ни одной высотной зоне (рис. 11).

Спектр местообитаний серых мухоловок включает сомкнутые молодняки и взрослые леса различного состава. Численность меняется в первую очередь в зависимости от обилия удобных для охоты редины и небольших полей. Больше всего серых мухоловок в районе работ отмечено в низкопродуктивных сухих и заболоченных сосняках, сомкнутость древостоя в которых составляет 0,3—0,4. В пойменных и долинных высокотравных лесах, где древостой также разрежен, обилие немного ниже.

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca* Pall.). Мухоловки-пеструшки чаще всего охотятся бросками на субстрат (более 75% регистраций кормовой активности). В воздухе ловят добычу в среднем лишь в 11% случаев, 10% корма собирают. В качестве присад используют нижние сухие ветви деревьев, реже - живые толстые ветки. Активность пеструшек приурочена чаще всего к пространству под кронами и нижним частям крон. Только в сухих и заболоченных сосняках с разреженным древесным ярусом сравнительно часто охотятся в средних высотных пологих лесах. Набор поверхностей, с которых берут корм, разнообразен: стволы, сухие и живые ветви разного порядка, напочвенная растительность и земля. Ни одной микростанции не отдают отчетливого предпочтения.

Около 40% приносимых птенцам кормовых объектов составляют (по данным наблюдений в разных типах местообитаний) хорошо летающие насекомые: бабочки, двукрылые, взрослые перепончатокрылые. Примерно столько же приходится в сумме на гусениц, личинок пилильщиков и пауков. Таким образом, мухоловка-пеструшка лишь в половине случаев использует броски для того, чтобы поймать подвижную жертву. Остальные броски, на долю которых приходится оставшиеся 48% кормовой активности, нужны для того, чтобы достать корм с поверхности, неудобной для передвижения.

В естественных условиях, без искусственных гнездовий, максимальная численность мухоловок-пеструшек отмечается в высокотравных лиственных и смешанных лесах поймы и склонов долины Унжи. Путем развески дуплянок удается привлечь значительное число птиц в высокотравные лиственные леса, а также в сухие и заболоченные сосняки. Дуплянки в хвойно-лиственных и еловых лесах заселяют менее охотно. Более подробно особенности распределения мухоловки-пеструшки рассмотрены в 4 главе.

Малая мухоловка (*Siphia parva* Bechst.) Малые мухоловки гораздо маневреннее и стремительнее в движениях, чем представители двух предыдущих видов. Благодаря своей подвижности во время охоты они временами приобретают сходство с пеночками. Это позволяет им охотиться в центральных частях крон осин и берез, недоступных для других видов мухоловок.

Малые мухоловки схватывают корм в основном с поверхностей, в воздухе добывают около 15% жертв. Более чем в половине случаев охоты кормовой поверхностью служат листья, хвоя и тонкие ветви деревьев. В качестве присад чаще всего используются нижние сухие и скелетные ветви елей или скелетные ветви старых берез в средних частях крон, а иногда и

вблизи вершины. Толщина присад в среднем меньше, чем у других мухоловок. Так, около трети присад тоньше 1 см. При охоте на елях малые мухоловки держатся в основном в нижней части крон и подкроновом пространстве; на лиственных деревьях осваивают весь вертикальный профиль крон.

Основную часть корма малые мухоловки добывают путем бросков (90% из 148 регистраций кормового поведения). Около 20% регистраций приходилось на броски с зависанием. В среднем только в 9% случаев охоты пользовались пастьбой. Изредка, чтобы догнать упавшую гусеницу, малые мухоловки используют падающий полет.

Благодаря способности к охоте среди сравнительно густой растительности малые мухоловки смогли освоить хвойно-лиственные и еловые леса, неблагоприятные для других видов мухоловок. Максимальная численность малых мухоловок отмечена в чернично-моховых и чернично-разнотравных смешанных лесах и во влажнотравном приручевом ельнике.

Сем. корольковые

Желтоголовый королек (*Regulus regulus* L.). По способу поиска и сбора корма королек похож одновременно и на пеночек, и на синиц (табл. 16). Так же, как и пеночки, он во время охоты более трети времени передвигается по тонким периферическим ветвям деревьев и почти в 3/4 случаев использует их в качестве присады в момент схватывания корма. Примерно 2/3 объектов его охоты находятся среди иголок и на листьях, еще около трети — на тонких ветвях. Сходство с пеночками прослеживается и в наборе приемов кормодобывания (табл. 17). Около 40% регистраций кормового поведения корольков приходится на пастьбу и короткое (на дистанции 1—3 см) дотягивание, немного больше трети — на броски. Броски королька за добычей очень короткие - обычно менее 30 см, и направлены в подавляющем большинстве случаев снизу вверх. 2/3 из них заканчиваются трепещущим полетом. Характерный прием охоты королька — зависание «с места», когда птица, чтобы осмотреть находящуюся над ней ветку, поднимается путем трепещущего полета вертикально вверх. Из «синичьих» приемов охоты для королька характерно подвешивание к тонким охвоенным ветвям. Чаще всего корольки подвешиваются к ветке вверх головой, но могут находиться и в другом положении: вниз головой, вбок спиной вдоль ветки, вниз спиной под веткой. Можно даже сказать, что они не столько подвешиваются, сколько не очень различают, по какой — верхней, боковой или нижней - части охвоенной ветви перемещаться. Находясь в позе подвешивания, корольки могут дотягиваться до хвои с соседних ветвей.

Корольки кормятся в верхних и средних пологах древостоя (рис. 12), предпочитая хвойные породы. Так, в смешанном лесу на ели они встречались в 1,5 раза чаще, чем можно ожидать при равномерном распределении по древостою, на сосне — в 2 раза чаще, а на осине и березе - и 2-10 раз реже. Однако в летний период привязанность корольков к ельникам выражена слабее, чем зимой; так, в районе работ максимальная чис-

Таблица 15. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУХОЛОВОК ПО МИКРОСТАЦИЯМ (%)
А. Присады

Микростации	Мухоловка-пеструшка			Серая мухоловка		Малая мухоловка	
	Вязово-ольховые леса	Сосняки	Смешанные и еловые леса	Ольшаники и смешанные леса	Сосняки	На ели	На березе
Земля, трава, кустарнички	2	2	1	-	5	-	-
Валежник, пни	-	-	2	1	4	-	-
Подрост и подлесок	9	-	5	-	-	1	-
Деревья:							
Тонкие ветви	5	3	6	20	1	8	22
Скелетные ветви	32	1	18	67	20	34	51
Сухие ветви	52	94	67	12	70	58	26
Всего регистраций	701	279	510	97	151	113	264
Б. Местонахождение кормового объекта							
Микростации	Мухоловка-пеструшка			Серая мухоловка		Малая мухоловка	
	Вязово-ольховые леса	Сосняки	Смешанные и еловые леса	Ольшаники и смешанные леса	Сосняки	Смешанные леса	
Воздух	13	7	13	48	39	15	
Земля, трава, кустарнички	16	14	13	5	14	-	
Листва, хвоя и тонкие ветви	13	14	27	36	1	53	
Скелетные ветви	16	12	14	3	14	13	
Сухие ветви	17	20	22	4	19	9	
Стволы	25	33	12	3	13	9	
Всего регистраций	428	248	371	77	72	148	

ленность отмечена в смешанных лесах. Продуктивность, состав напочвенной растительности и другие характеристики фитоценоза, по-видимому, мало влияют на численность корольков, имеет значение в основном состав древесного яруса.

Сем. синицевые

Характерная черта синиц — способность добывать корм путем подвешивания к ветвям деревьев и расклеивания скрытых кормовых объектов. Использование этих приемов становится возможным благодаря цепкости их лапок, обусловленной морфологическим строением (Промптов, 1956). Они позволяют синицам добывать беспозвоночных из трещин ветвей и ствола, зимовочных гнезд; осматривать труднодоступные концевые почки, охвоенные концы ветвей, а также любые ветви снизу. Повышая эффективность охоты на хвойных деревьях, специализированные приемы кормодобычания синиц не дают им преимуществ для сбора корма среди листвы. По-видимому, наибольшее значение расклеивание и подвешивание приобретают во время зимовки, когда пропадает возможность охотиться на открыто живущих беспозвоночных. Летом синицы часто кормятся путем собирания; появляются в их поведении и элементы преследования — броски на ветви (табл. 17).

В июне-июле в Приветлужье синицы, держащиеся в стайках с выводками, добывали с использованием подвешивания 30—40% корма. Примерно треть кормопоисковых маневров у всех изученных видов приходилась на долю пастбы, около 15% — на долю бросков. Скрытые кормовые объекты составили не более 20% всего добытого корма; расклеивание синицы применяли в 2-11% случаев, извлечение (зондирование) — в 9-13%.

По данным наших наблюдений за пухляком и большой синицей, набор приемов охоты взрослых птиц, кормящих гнездовых птенцов, и птиц с выводками несколько отличается. Птицы, кормящие птенцов, реже используют специализированные «синичьи» приемы охоты, предпочитая собирать корм. Доля бросков за добычей, наоборот, повышается. Так, пухляки, добывающие корм для птенцов, в 59% случаев паслись, в 24% подвешивались, в 12% делали броски (587 регистраций). Большие синицы добывали путем пастбы 54% корма, подвешивались в 10%, в 33% охотились путем бросков (92 регистрации). Вероятно, различия связаны с тем, что для выкармливания птенцов синицы чаще собирают более мягких и крупных беспозвоночных — гусениц, личинок пилильщиков и т.п.

Передвигаться охотящиеся синицы предпочитают по более толстым и удобным скелетным и сухим ветвям деревьев (табл. 16). Однако присадой во время схватывания корма чаще служат периферические ветви. В момент охоты синицы демонстрируют способность удерживаться на очень тонких ветвях. По сравнению с другими кронниками набор микростаций, в которых синицы отыскивают корм, отличается разнообразием. Так, они ча-



Рис.11. Вертикальное распределение мухоловок

сто обследуют кору и лишайники на ветвях и стволах, интересуются соцветиями и прошлогодними шишками. С листвы и тонких ветвей - основных поверхностей охоты всех кронников — синицы добывают 50—60% корма. При этом, в отличие от славковых, они избегают наиболее густых частей крон.

В зимнее время численность синиц в разных местообитаниях определяется прежде всего долей предпочитаемых видов пород в составе древостоя (Боголюбов, Преображенская, 1987). Выделяются виды «хвойники» - хохлатая синица и московка и «лиственники» — большая синица и лазоревка, которые предпочитают широколиственные породы (дуб, вяз, ольху), а в их отсутствие - осину и березу. Система предпочтения древесных пород и частей крон этими видами не претерпевает существенных сезонных и многолетних изменений (Боголюбов, Преображенская, 1990). Географическая изменчивость ее также невелика; например, «хвойники» в разных регионах отдают большее предпочтение сосне или темнохвойным деревьям или не делают между ними различия (Лазарева, Преображенская, Боголюбов, 1988). Разделение ресурсов между видами достигается за счет предпочтения в основном различных пород или частей крон (Боголюбов, 1986), которое тесно связано с морфологическими особенностями видов (Промптов, 1956). По-видимому, летнее распределение численности в значительной степени формируется зимой, т.к. многие особи придерживаются в течение года одних и тех же участков леса, изменяя лишь площадь территории обитания (см., например: Бардин, 1983; Hogstad, 1987).

Обилие синиц в гнездовой период также обнаруживает связь с составом древесных пород местообитания. Максимумы численности трех видов приходятся на разные типы леса. Так, хохлатая синица в районе работ предпочитает сосняки, московка — леса с преобладанием ели, большая синица - смешанные и лиственные насаждения с участием ольхи, вяза, в меньшей степени осины. Четвертый вид — пухляк — более или менее равномерно заселяет различные местообитания. Минимальная численность всех видов приходится на осиново-березовые леса.

Хохлатая синица (*P. cristatus* L.). Хохлатые синицы предпочитают кормиться на хвойных деревьях. В районе работ они чаще всего встречаются в низкопродуктивных сухих и заболоченных сосняках левобережья р. Унжи; реже их можно отметить в других лесах с участием хвойных пород.

Птицы, за которыми проводили наблюдения, в подавляющем большинстве случаев кормились в кронах сосен. Беспозвоночные, находящиеся на коре толстых ветвей и стволов, привлекают их сравнительно редко; в основном они собирают корм с хвои и тонких ветвей. По сравнению с другими видами синиц чаще используют тонкие ветви при передвижении и в момент схватывания корма. Вертикальное распределение хохлатых синиц определяется их привязанностью к средним и верхним частям крон сосны, где больше всего охвоенных веток (рис. 12).

Московка (*P. ater* L.). Московка — также представитель видов «хвойников». В Приветлужье московки гнездятся во взрослых лесах с преоб-

Таблица 16. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИНИЦ И ЖЕЛТОГОЛОВОГО КОРОЛЬКА 10 МИКРОСТАЦИЙМ (%)

А. Передвижение во время кормодобывания и при сада в момент схватывания корма

Микростации	Хохлатая синица		Большая синица		Пухляк		Желтоголовый королек	
	а	б	а	б	а	б	а	б
Земля, напочвенная растительность, валежник	0,9	-	0,7	-	0,2	-	-	-
Листья, хвоя	-	6	-	11	-	7	-	4
Тонкие ветви	33	52	3	37	13	50	42	70
Скелетные ветви	50	27	87	29	44	25	40	22
Сухие ветви	13	12	6	19	38	13	5	4
Стволы	3	3	4	3	4	4	12	-
Всего регистраций	345	110	145	62	1049	413	236	191

а — передвижение во время охоты, б - присада в момент схватывания корма

ладанием ели в составе древостоя; держатся преимущественно в верхних ярусах леса. Высокая численность, отмеченная по данным учетов в заболоченных сосняках - случайность, связанная с перераспределением кочующих выводков. Гнездящиеся птицы в лесах с преобладанием сосны не встречались.

Большая синица (*P. major* L.). Большие синицы предпочитают лиственные, в первую очередь — широколиственные деревья. В Приветлужье их максимальная численность отмечена во влажнотравных лиственных и смешанных лесах пойм и склонов долины. Древесный ярус этих лесов включает в значительном количестве ольху, старые осины, местами - вязы и черемуху. Реже большие синицы гнездятся в более бедных хвойно-лиственных лесах и сосняках.

Кормиться большие синицы предпочитают в нижних ярусах леса. Передвигаются, как правило, по скелетным ветвям, при охоте используют сравнительно толстые присады. Однако, могут прицепляться к тонким ветвям и даже листьям широколиственных деревьев. В отличие от большинства кронников, охотящихся на лиственных деревьях (в том числе и от пухляка), в поисках пищи не отдают единственного предпочтения листве. С листьев и

Таблица 16. (ОКОНЧАНИЕ)

Б. Субстрат кормового объекта

Микростанции	Хохлатая синица	Большая синица	Пухляк	Желтоголовый королек
Воздух	0,9	3	0,5	1
Земля, напочвенная растительность	1	-	5	-
Листья, хвоя	37	43	43	57
Шишки, соцветия	1	5	2	0,5
Тонкие ветви	24	13	17	27
Скелетные ветви	13	11	13	3
Сухие ветви	5	10	7	3
Лишайники на ветвях	13	8	5	8
Стволы	5	6	7	0,5
Всего регистраций	110	62	413	191

тонких веток склеивают около половины добычи, остальное добывают с коры и лишайников на ветвях.

Лазоревка (*P. caeruleus* L.). До начала 1990-х годов единичные встречи лазоревки отмечались на Костромской биостанции только в период послегнездовых кочевок. К 1995 г. в лесополосном ландшафте вдоль р. Унжи стали регулярно встречаться выводки со слетками. Во время гнездования лазоревки придерживаются вязово-ольховых лесов склонов долины и оврагов; позже предпочитают держаться в пойменных ивняках и сырых участках лиственных перелесков среди полей.

Пухляк (*P. montanus* Bald.). Набор микростанций и биотопов, используемых пухляком, более разнообразен, чем у других видов синиц. Это отмечено, в частности, во время зимних наблюдений в Подмосковье (Боголюбов, 1986). В среднем пухляк тяготеет к лесам с участием хвойных деревьев. Но в зимний период в разных географических регионах он может отдавать предпочтение сосне, ели или широколиственным породам и, в соответствии со сменой предпочитаемых пород, выбирать скелетные и сухие или же концевые охвоенные ветви (Лазарева, Преображенская,

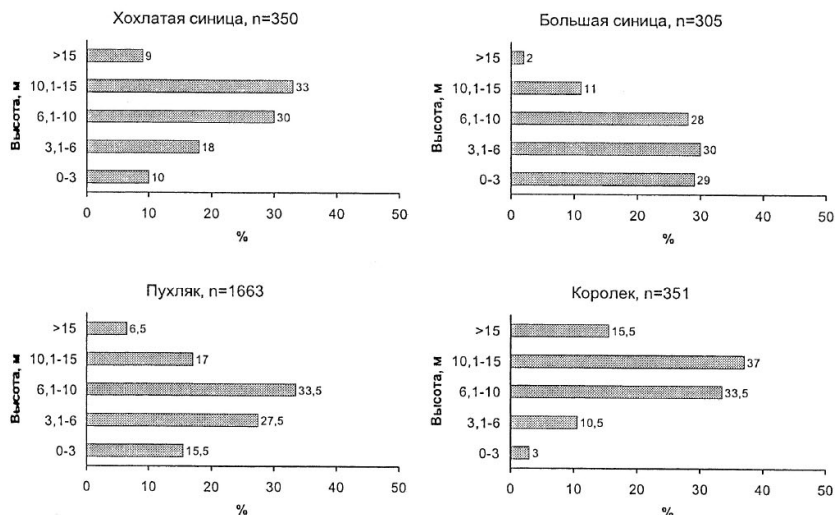


Рис. 12. Вертикальное распределение синиц и желтоголового короляка

Боголюбов, 1988). По нашим данным, летом в Приветлужье пухляк не отдавал предпочтения ни одному виду деревьев. В среднем доля регистраций активности птиц, приходящейся на разные древесные породы, примерно соответствовала участию пород в составе древостоя. При этом на разных участках леса птицы предпочитали разные деревья (табл. 18). По-видимому, выбор определялся распределением кормовых объектов в каждой конкретной ситуации. На хвойных и лиственных деревьях пухляки используют для охоты разные микростанции (табл. 19). Так, на ели и сосне почти половина их кормовых объектов находится на коре сухих и скелетных веток или среди обрастающих ветки лишайников. Другую половину корма добывают с хвои и тонких ветвей. При охоте на лиственных деревьях основная часть корма - около 75% - добывается с листвы и поверхности гонких веток, на кору скелетных и сухих ветвей приходится около 15%. Соответственно, различается и набор присад, на которых пухляки находятся в момент схватывания корма. На лиственных деревьях присадами служат в основном тонкие концевые ветви, на хвойных — в половине случаев более толстые скелетные и сухие ветви. Диаметр присад, используемых пухляком, зависит от особенностей деревьев и распределения птиц по микростанциям. В среднем на лиственных деревьях присады немного тоньше, чем на хвойных (в среднем 6,1 мм на березе, 7,5 мм на осине и ольхе, 8,2 мм на ели, 9,6 мм на сосне). Использование в качестве присад ветвей малого диаметра не вызывало у пухляков затруднений; так, на березе 42% птиц в момент схватывания корма находились на ветвях тоньше 5 мм. Однако передвигаться во время поиска корма пухляки на всех деревьях предпочитают по более юлстым скелетным и сухим ветвям.

Таблица 17. СПОСОБЫ ОХОТЫ СИНИЦ И ЖЕЛТОГОЛОВОГО КОРОЛЬКА (%)

	Хохлатая синица	Большая синица	Пухляк	Желтоголовый королёк
Маневры				
Пастьба	33	34	27	26
Дотягивание	13	10	11	16
Подвешивание	34	40	45	12
Броски	10	11	8	12
Броски с зависанием	8	5	6	25
Зависание "с места"	1	-	3	8
Прыжки в воздух	1	-	-	-
Падающий полет	-	-	-	1
Атака				
Склевывание	90	76	86	99
Выклевывание	7	13	9	0,5
Расклевывание	2	11	4	-
Долбление	1	-	0,5	-
Всего регистраций	113	62	415	191

В наборах приемов охоты пухляков на разных деревьях также намечаются различия, связанные с особенностями размещения кормовых объектов и структурой крон (табл. 20). На хвойных деревьях птицы чаще, чем на лиственных, добывают корм путем пастьбы и подвешивания. На лиственных доля пастьбы и подвешивания сокращается за счет роста числа маневров с участием бросков.

Вертикальное распределение активности пухляков на разных участках заметно различается. В одних местах птицы кормятся в основном в нижних лесных пологах, в других — в средних. Вероятно, выбор высотного полога в каждом случае зависит от конкретной трофической ситуации, так же, как и выбор пород деревьев. В среднем пухляки предпочитали нижние и средние пологи леса.

По-видимому, благодаря способности варьировать места и способы сбора корма пухляк более или менее равномерно заселяет различные лесные местообитания. Немного более высокий уровень его численности отмечен в низкопродуктивных сосновых лесах. Согласно представлениям О.В. Бурского (1987), пухляк потребляет различные ресурсы, не используемые в тех местообитаниях, где их обилие

недостаточно для поддержания видов-специалистов.

Сем. ополовниковые

Ополовник (*Aegitalos caudatus* L.). Ополовники кормятся путем подвешивания к концам ветвей. От синиц отличаются способностью к охоте на тонких гибких ветвях березы, которая становится возможной благодаря длинному хвосту-балансиру. Зимой абсолютное предпочтение отдают березе, однако держатся чаще в смешанных лесах, избегая чистых березняков (Боголюбов, 1986; Боголюбов, Преображенская, 1987). Летом численность в районе работ низкая. Отмечены в различных смешанных и хвойных лесах. Данные искажены влиянием послегнездовых кочевок и не позволяют охарактеризовать био топические предпочтения вида во время гнездования.

Сем. пищуховые

Пищуха (*Certhia familiaris* L.). Пищухи кормятся на стволах хвойны деревьев путем извлечения (зондированием) беспозвоночных из трещин коры. В районе работ предпочитают кормиться на ели, селятся преимущественно в лесах, где ель преобладает в составе древостоя.

Сем. поползневые

Поползень (*Sitta europaea* L.). Поползни, так же, как пищухи, кормятся в основном на стволах, реже на сухих и скелетных живых ветвях деревьев. Добывают корм в основном не путем зондирования, а расклеывая трещины коры. В связи с этим осваивают деревья с более грубой трещиноватой корой - широколиственные породы, сосну, районе работ редки, на гнездовании отмечены только во влажнотравных вязово-ольховых лесах.

Сем. овсянковые

Овсянки кормятся путем собирания мелких пищевых объектов поверхности земли и оснований растений. Передвигаются медленно, основным шагом. Обследуют неширокую полосу, находящуюся в области наилучшего видения, и поедают доступных беспозвоночных растительные корма (Владышевский, 1980). Никаких специализированных способов поиска и сбора корма не используют. Для видов лесных местообитаний (камышевой овсянки, дубровника и в меньшей степени обыкновенной овсянки) характерна способность лазать по вертикальным ветвям кустарника и побегам жестко-стебельных трав. Делают они это не менее ловко, чем камышевки, но гораздо медленнее. Семена играют значительную роль в рационе взрослых птиц; птенцы выкармливают преимущественно беспозвоночными или смешанным кормом (Птушенко, Иноземцев, 1968; Мальчевский, Пукинский, 1983).

Набор местообитаний овсянок включает различные открытые и перемежающиеся типы растительности. Необходимое условие их обитания — сочетание участков лесной растительности — луга, пустоши, болота — с древостоем или кустарником. Набор местообитаний овсянок похож

Таблица 18. СТЕПЕНЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПУХЛЯКОМ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕЕ 11 ПРИ ПЕРЕДВИЖЕНИИ ВО ВРЕМЯ КОРМОДОБЫВАНИЯ В РАЗНЫХ ВЫДЕЛАХ СМЕШАННОГО ЛЕСА

Номера выделов и виды деревьев, составляющие более 1 0% сомкнутости лрвостоя	Коэффициент использования				Всего регистраций
	Ель	Сосна	Береза	Осина, ольха	
1. Ель	0,9	2,6	0,9	1	428
2. Ель, сосна, береза, осина	1,7	1,2	1,4	0,5	319
3. Ель, сосна	1,3	0,4	1	1	263
4. Ель, сосна, береза	0,1	0,1	3	-	456
5. Ель, осина	1,8	-	0,8	0,7	185
В среднем	1,2	1,1	1,4	0,8	

на трясогузковых, также кормящихся на земле. Однако овсянки избегают некоторые местообитания, в которых, возможно, им недостаточно семян трав. Так, на зарастающих вырубках селятся лишь после появления молодой древесной поросли и характерной для ранних стадий зарастания травянистой растительности. Избегают сфагново-кустарничковых болот и селятся только на мезотрофных участках, где появляются хорошо выраженные заросли осок. Как и трясогузковые, овсянки избегают пойменные высокотравные заросли. Ограниченная способность овсянок к передвижению по земле среди зарослей травы отчасти компенсируется умением лазать по вертикальным ветвям и толстым травянистым стеблям. Однако этого оказывается недостаточно для освоения двудольного высокотравья.

Местообитания видов овсянок четко разделены. Камышевая овсянка и овсянка-ремез заселяют заболоченные осоковые биотопы: первая — евтрофные приречные болота, вторая — мезотрофные осоково-сфагновые болота. Обыкновенная овсянка селится на сухих пустошах и лугах с низкопродуктивной растительностью, а также по окраинам агроценозов. Дубровник — на пойменных разнотравно-злаковых лугах.

Камышевая овсянка (*Emberisa schoeniclus* L.) Камышевые овсянки селятся у воды, на евтрофных осоковых болотах с редким кустарниковым или древесным ярусом. В луговой пойме территории их обитания, обведенные по крайним точкам встреч поющих самцов, могут включать участки злакового луга. Однако при кормодобывании птицы их не используют. Для охоты

Таблица 19. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПУХЛЯКА ПО МИКРОСТАЦИЯМ ПРИ ОХОТЕ НА РАЗНЫХ ВИДАХ ДЕРЕВЬЕВ (%)

А. Передвижение и приезды в момент кормодобывания

Микростации	Передвижение во время охоты				Присада в момент кормодобывания			
	Ель	Сосна	Береза	Осина, ольха	Ель	Сосна	Береза	Осина, ольха
Тонкие ветви (включая листву и хвою)	13	19	14	16	48	47	65	73
Скелетные ветви	54	33	37	36	28	34	21	19
Сухие ветви	23	43	46	43	22	17	5	6
Стволы	10	5	4	5	2	2	9	2
Всего регистраций	662	208	578	115	54	137	126	85

Б. Субстрат кормового объекта

Микростации	Ель	Сосна	Береза	Осина, ольха
Хвоя, листья	33	21	56	64
Тонкие ветви	15	24	17	13
Скелетные ветви	15	21	9	10
Сухие ветви	11	13	3	5
Лишайники на ветвях	17	7	2	1
Стволы	4	6	13	15
Цветы, соплодия	2	6	-	2
Воздух	2	-	0,8	-
Всего регистраций	46	134	125	84

Таблица 20. СПОСОБЫ ОХОТЫ ПУХЛЯКА НА ДЕРЕВЬЯХ РАЗНЫХ ВИДОВ (%)

Способы охоты	Ель	Сосна	Береза	Осина, ольха
Пастьба	37	32	20	26
Дотягивание	4	7	8	10
Подвешивание	48	46	46	22
Броски	4	8	13	11
Броски с подвешиванием	-	3	7	6
Броски с зависанием	4	1	3	20
Зависание на субстрате	2	2	2	2
Зависание "с места"	2	-	0,8	2
Всего регистраций	54	136	123	81

нуждаются в участках, где напочвенный покров разрежен или отсутствует. Птицы, живущие на залитых водой осоковых болотах, кормятся на кочках в основаниях стволов ивы или ольхи (табл. 21). Когда вода отступает, обследуют поверхность земли в обсохших зарослях жесткостебельного влажнотравья — осок, камыша. Расстояние между растениями здесь велико и позволяет птице свободно перемещаться. Если же на гнездовой территории есть пятна без растительности, охотно обследуют и их. В качестве присад для пения используют, как правило, верхушки кустов (92% регистраций), реже — выступающие ветки в их средней части. При этом сидят обычно не выше 5 м.

Обыкновенная овсянка (*E. citrinella* L.) Из природных местообитаний обыкновенные овсянки выбирают сухие зарастающие гари и вырубки с покровом лишайников, низкорослых мхов, кустарничков и разреженным пологом вейника наземного. Каждый гнездовой участок обязательно включает несколько взрослых сухих или живых деревьев, используемых в качестве поста пения. Однако чаще овсянку можно встретить вблизи жилья на опушках. Как и представители предыдущего вида, обыкновенные овсянки пасутся на земле в тех местах, где нет растительности или она разрежена. Предпочитают посевы злаков или льна, часто склевывают с земли непроросшие семена. Во время гнездования овсянок высота растений в посевах не превышает 20 см, наличие открытой земли между рядков позволяет птицам свободно перемещаться. Картирование растительного покрова в пределах территорий обитания обыкновенных овсянок в лесополосовом ландшафте показало, что, как правило (в 80% случаев), они включают поверхность земли без растительности: дороги, склоны карьера, разрытые кабаном участки и т.п. Эти участки птицы охотно обследуют при кормодобывании. Реже территории обыкновенных овсянок на опушка приурочены к пятнам разреженных низкотравных сухих лугов. Для пения подходит любая относительно высокая присада — деревья, провода, столбы. Предпочитаемая высота — 6—10 м. На деревьях используют присады в

средней части крон немного чаще, чем верхушки (56 и 44%); тонких концевых ветвей избегают.

Дубровник (*E. aureola* Pall.) Дубровники, так же, как камышевые овсянки, селятся в поймах, но выбирают более сухие разнотравно-злаковые луга. В отличие от предыдущих видов могут обходиться без участков с разреженной напочвенной растительностью, хотя охотно обследуют их, если они есть поблизости. Собирают корм с земли в луговой траве или лазая по скелетным ветвям у земли в основании ивовых кустов. Кормятся также на жесткостебельных травянистых растениях. Для пения использует чаще всего верхушки ивовых кустов (86% регистраций) на высоте не более 5 м.

Овсянка-ремез (*E. rustica* Pall.) Овсянки-ремезы - обитатели разреженных заболоченных сосняков, сосново-березовых, реже смешанных лесов. Участок обитания ремеза обычно приурочен к краю небольшой поляны или редины с покровом, характерным для мезотрофного заболачивания: сфагнумом, зарослями осок ***Carex lasiocarpa*** и ***C. rostrata***, редким ярусом болотных кустарничков. В низкопродуктивных заболоченных сосняках ремезы придерживаются молодняков и осушаемых участков: в таких местах под влиянием увеличения проточности воды появляется растительность, характерная для мезотрофного болота. Овсянки-ремезы могут селиться и по совсем небольшим сосново-березовым сфагновым пятнам среди смешанного леса, так что территория обитания захватывает и окружающий болото суходольный лес. Наблюдения за гнездящимися на таких болотах птицами показали, что во время кормодобывания они держатся в основном на ветвях и подросте в нижнем ярусе леса (табл. 22). 66% регистраций активности приходилось на высоты до 3 м, 24% — от 3 до 6 м, остальные - от 6 до 10 м. Склевают корм с земли или скелетных ветвей подроста.

Сем. вьюрковые

Представители двух живущих в районе работ подсемейств — зябликовые (***Fringillinae***) и щеглиные (***Carduelinae***) существенно различаются по своей экологии. Щеглиные — специализированные семенояды, приспособленные к добыванию семян из соплодий. Они ловко лазают по периферическим частям деревьев и трав, могут подвешиваться и извлекать скрытые кормовые объекты. Птенцов выкармливают семенами или смешанной животной-растительной пищей (Мальчевский, Пукинский, 1983). Места и способы кормодобывания разных видов в летний период существенно различаются. Видовая специализация большинства щеглиных основана на использовании разных типов семенных кормов в зимнее время, когда они лимитируют численность популяции (Lack, 1971). В связи с этим в гнездовой период разделение ресурсов свойственно вьюрковым в меньшей степени, чем другим группам видов (Бурский, 1987). В Приунженской низменности щеглиные тяготеют в основном к агроландшафту, к высокопродуктивным влажным нетравным лесам или к лесам с преобладанием хвойных деревьев. Спектры местообитаний ряда видов широко перекрываются.

Таблица 21. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИКРОСТАНЦИЙ ТРЕМЯ ВИДАМИ ОВСЯНОК ВО ВРЕМЯ ОХОТЫ (%)

Места сбора корма	Обыкновенная овсянка	Камышевая овсянка	Дубровник
	Опушки лугов и полей	Осоковые болота	Луга
Поверхность земли на открытых участках	20	29	-
Поверхность земли в траве, основания растений:			
а) разреженные низкотравные участки (высота до 15 см)	17	-	-
б) разреженное высокотравье (между стеблями н.м. 2-3 см) в т.ч.:	55	36	19
обсохшие заросли осок,	-	36	13
луга, выбитые скотом	-	-	6
посевы	55	-	-
в) густое высокотравье	0	-	22
(злаково-разнотравные луга, высота 20-50 см)			
Поверхность земли в основаниях кустарника	0	35	0
Листва и стебли травянистых растений	0	0	24
Ветви деревьев, кустарника	9	0	35
Время наблюдений, мин.	58	52	98

— на участках обитания птиц микростанции отсутствуют; 0 - микростанции на участках есть, но не используются.

Виды подсемейства Зябликовых — зяблик и юрок — характеризуются разнообразием кормового поведения, широтой биоценотического спектра и необычайно высокой численностью. В Приветлужье зяблик заселяет все лесные местообитания, юрок — лишь наименее используемые зябликом хвойные леса. В отличие от щеглиных, зяблик и юрок в летний период питаются почти исключительно животной пищей и ведут себя как собиратели беспозвоночных в кронах деревьев.

Коноплянка (*Cannabina cannabina* L.). Коноплянка в Приунженской низменности немногочисленна. Она и гнездится, и кормится только в населенных пунктах, на приусадебных участках с обильной кустарниковой растительностью. Численность, по данным маршрутных учетов, не превышает 0,2 пары/10 га.

**Таблица 22. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ
МИКРО- СТАЦИЙ ОВСЯНКОЙ-РЕМЕ-
ЗОМ (в %)**

Микростации	Где держится	Откуда берет корм
Земля, напочвенная растительность	17	46
Валежник	0,2	-
Лиственный подлесок	0,2	-
1 Южарост ели	25	11
Взрослые деревья:		
концевые ветви	4	0,7
скелетные ветви	17	18
сухие ветви	34	18
ствол	3	6
Итого регистраций	467	148

**Зеленушка (*Chloris chloris*
L.) и щегол (*Carduelus carduelus*
L.)** Два эти вида в районе работ

очень сходны по своему биотопическому распределению и особенностям кормодобывания. Они встречаются в лесах и примыкающих к ним полях-перелесках (0,2-0,3 пары/10 га. по данным учетов на нефиксированных маршрутах). Гнезда устраивают в вязово-ольховых лесах по оврагам, чередующимся с полями и деревьями. Особенно их привлекают участки взрослых ольшаников с примесью ели. Верхушки елей самцы часто используют во время пения. Собирают корм птицы летают обычно на окраину ближайшей деревни, зеленушки - за 200-400 м, щеглы, возможно,

и дальше. Перемещаясь от места гнездования к месту поиска корма, птицы останавливаются на вершинах отдельных высоких деревьев, стоящих на опушке леса или вблизи домов. Здесь они поют, отдыхают и осматриваются. Между самцами соседних пар на таких деревьях могут возникать конфликты. В то же время кормиться представители разных пар могут в одних и тех же местах, не мешая друг другу.

Зеленушки чаще всего собирают корм с открытой поверхности земли — на дорогах, огородах, скотных дворах или на скошенных или выбитых скотом лугах (табл. 23). Щеглы также охотно пасутся на открытой земле, но не избегают и нетронутых злаковых лугов, где кормятся как на земле, так и на растениях. Прицепляясь к соцветию одуванчика, клевера, подорожника, они наклоняют его почти до земли и выклеивают незрелые семена или части цветов. С этой же целью довольно часто обследуют и жесткостебельные растения — купырь, крапиву, щавель и т.п. Как и многие другие щеглиные, щегол и зеленушка используют в качестве корма семена вяза, созревающие в конце июня - начале июля. Иногда они расклеивают соплодия вяза прямо на деревьях, но чаще предпочитают собирать выпавшие семена с поверхности земли там, где она лишена растительности.

Дубонос (*Coccothraustes coccothraustes* L.). В конце 70 - 80-х гг. в районе работ дубоносы были редки и отмечались не ежегодно. С начала 90-х гг. несколько пар каждый год гнездится в ольхово-вязовых песках вокруг стационара. Кормящихся дубоносов встречали в лесу на деревьях, где они расклеивали вязовые соплодия или незрелые ягоды черемухи.

Чиж (*Spinus spinus* L.). Чижи используют широкий набор лесных био-

топов, отдавая небольшое предпочтение хвойным лесам. Наблюдения показали, что во время кормодобывания они одинаково охотно обследуют деревья разных видов, как лиственные, так и хвойные. Большая часть чижей в первой половине лета кормилась беспозвоночными.

Семена (в основном вязовые), по данным наблюдений, составляли всего 10% всех кормовых объектов.

Отличительная особенность кормового поведения чижей — способность прицепляться к очень тонким ветвям и обследовать кормовую поверхность как сверху, так и снизу. В качестве присад чижи используют в основном периферические ветви деревьев, значительная часть которых тоньше 5 мм. Средний диаметр их присад с наименьшим для видов-кронников; более тонкие присады среди все изученных видов использовала только болотная камышевка, лазающая по траве (табл. 11). Беспозвоночных чижи схватывали чаще всего с листы и тонких веток (табл. 24). При этом использовали пастбу, дотягивание и подвешивание, на которое приходилось более трети все кормовых маневров (табл. 25). Использование подвешивали для осмотра кормовой поверхности сбоку и снизу придает чижа сходство с синицами. Однако в деталях этот маневр у чижей отличается от синичьего: синицы прицепляются к присаде чаще всего вверх головой или вниз спиной, а чижи — вбок спиной и вниз головой. Та же, как синицы, чижи сравнительно часто используют активные приемы извлечения корма — выклевание и расклевание.

Способность удерживаться на очень тонких присадах, подвешивать и извлекать скрытые кормовые объекты сформировалась у чижей вероятно, как адаптация к их зимнему способу питания — выклеванию семян из соплодий ольхи, березы и бурьянных растений. Однако чижи оказались способны с выгодой использовать ее и для потребления массового летнего корма — беспозвоночных, обитающих на лист и хвое деревьев. При этом, в отличие от других кронных собирателей — пеночек, зяблика — чижи не нуждаются в густой листве (табл. 8).

Снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* (L.)). Снегири в Приунженской низменности встречаются в основном в ельниках и смешанных лесах с участием ели. По данным, полученным в Ленинградской области, в корме птенцов снегиря преобладают семена различных растений, в том числе незрелой черники и трав (Божко, 1971; Мальчевский, Пукинский, 1983). Нам также приходилось встречать снегирей, кормящихся семенами трав на земле. Однако, по данным наших наблюдений, выкармливающие птенцов снегиря в основном использовали животные корма. Причем использовали неожиданный для такой крупной и внешне неповоротливой птицы способ охоты — преследование крупных беспозвоночных. Во время охоты снегиря держались в нижней части лесного полога (рис. 13) с небольшой густотой листы (табл. 8). Присадами служили чаще всего нижние скелетные и сухие ветви деревьев, а корм снегиря схватывали с лист и тонких ветвей путем бросков. При этом броски напоминали броски мухоловок, но в среднем были короче (0,5-1 м). Большая часть бросков заканчивалась трепещущим полетом.

Таблица 23. МЕСТА ПОИСКА И СБОРА КОРМА ЗЕЛЕНУШКИ И ЩЕГЛА (%)

Микростанции	Зеленушка	Щегол
Открытая поверхность земли	57	50
Земля на злаковом поле	-	10
Земля и растения на скошенных и выбитых лугах	31	14
Высокотравье (с растений)	9	21
Деревья и кустарники	3	5
Всего регистраций	88	83

Реже снегيري паслись, используя в качестве присад тонкие ветви деревьев.

Можно предположить, что состав птенцового корма снегирей зависит от обилия и доступности конкретных кормовых объектов, которое может меняться в связи с колебаниями различных факторов среды. В частности, оно может зависеть от погоды. Так, в год наших наблюдений за снегирями весна и начало лета были исключительно ранними и теплыми, что могло послужить причиной высокой численности крупных беспозвоночных. Возможно, в годы с низкой численностью беспозвоночных или в других биотопических условиях снегيري могут выкармливать птенцов в основном семенами.

Предпосылкой для летней охоты снегиря путем преследования видимо, как и у чижа, служит его зимний способ кормодобывания. Зимой снегيري обычно питаются семенами различных деревьев: ясеня, клена, рябины, реже — березы и других. В отсутствие семян деревьев они часто переходят на семена бурьянных растений. Такой способ питания требует от снегирей использования тонких присад, что в связи с большими размерами птиц представляет для них значительные трудности. Чтобы зацепиться за удобную присаду или высмотреть ее, снегيري пользуются зависанием в воздухе. Кроме того, чтобы удержаться на тонкой неудобной присаде, они часто используют зависание на субстрате, когда птица, держась за присаду, бьет крыльями, как при трепещущем полете. Во время летней охоты путем преследования беспозвоночных снегيري используют аналогичные движения.

Клест-еловик (*Loxia curvirostra* L). Еловики — специализированные потребители семян ели. Годы высокой численности еловиков в Приуральской низменности чередуются с годами, когда их практически нет. По наблюдениям, сделанным весной 1997 г., массовое выкармливание птенца еловика проходило в конце марта. В начале июня встречались стайки из <15 птиц, в которых около 2/3 составляли молодые. Кормом птицам в это период служили семена ели, еще оставшиеся в шишках, и молодая еловая хвоя. К середине лета еловики исчезли. В летние сезоны, предшествующие урожаю ели, клесты появляются в июне. Кормом им служат соцветия ели позже — ее незрелые семена. Отмечено также питание клестов незрелыми

Таблица 24. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЬЮРКОВЫХ ПО МИКРОСТАНЦИЯМ ВО ВРЕМЯ ОХОТЫ НА ДРЕВЕСНОЙ И КУСТАРНИКОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

А. Присады в момент сбора корма, %					
Присада	Чиж	Снегирь	Чечеви-ца	Зяблик	Юрок
Тонкие ветви	76	40	73	55	42
Скелетные ветви	10	53	20	42	31
Сухие ветви	10	7	6	2	27
Ствол	-	-	-	0,5	-
Листья, хвоя	3	-	2	0,5	..**
Б. Местонахождение кормового объекта, %					
Тип субстрата	Чиж	Снегирь	Чечеви-ца	Зяблик	Юрок
Листья, хвоя	53	35	51	63	38
Тонкие ветви	22	43	31	15	14
Скелетные ветви	5	10	5	14	15
Сухие ветви	9	8	7	2	7
Лишайники на ветвях	-	-	-	-	15
Стволы	-	2	2	2	9
Цветы, соплодия	10	-	4	1	-
Воздух	-	2	-	3	2
Всего регистраций	116	40	54	319	58

семенами сосны, зелеными соплодиями березы. В связи с особенностями питания еловики держатся в основном в хвойных лесах.

Чечевица (*Carpodacus erythrinus* Pall.). Предпочитаемые местообитания чечевицы — влажнотравные лиственные и смешанные леса. Максиму ее численности приходится на вязово-ольховый лес. Кроме того, чечевиц можно встретить на закустаренных лугах, по опушкам ивняков, в евтрофных молодняках. Обычно чечевицы кормятся на лиственных деревьях кустарниках, чаще всего - на ольхе. Однако птицы, живущие на опушка ольшанника недалеко от деревень, вылетают кормиться на поля и огороды вместе с зеленушками и щеглами; охотно обследуют открытую поверхность земли. Особи, участки которых примыкают к злаковым лугам, пасутся в толще травы на растениях и на земле, выклеывая незрелые семена; возможно — и цветы. Вероятно, корм чечевиц так же, как у снегирей,

может меняться в зависимости от обилия и доступности кормовых объектов. Так, по данным анализа питания птенцов, проводившемся в 1985-87 г., у птиц из вязово-ольхового леса в корме по объему преобладали семена вяза и различных травянистых растений. На долю беспозвоночных (тлей)* приходилось около 6%. В то же время, по данным наблюдений за кормящимися птицами в 1995 г., большая часть особей собирала беспозвоночных на ветвях деревьев и кустарников.

Чечевицы, кормящиеся на деревьях и кустах, обычно держатся на тонких ветвях, а корм схватывают с тонких веток и листья (табл. 24). Так же, как чижи, они способны использовать очень тонкие присады и ловко лазают; им не мешает, что под их тяжестью ветки могут согнуться вертикально вниз. Однако, в отличие от чижей, чечевицы редко пользуются подвешиванием, предпочитая пастись и дотягиваться до соседних листьев – вниз и вбок (табл. 25). Активные приемы извлечения корма – выклевание, расклевание — у чечевиц также встречаются сравнительно редко.

Зяблик (*Fringilla coelebs* L.). Зяблик почти равномерно заселяет вой лесные биотопы района работ. Отмечается лишь небольшое увеличение его численности с повышением продуктивности растительных сообществ с ростом доли лиственных пород в составе древостоя. При этом обилие зяблика значительно выше, чем у любого другого вида воробьиных. Так, во всех лесах он абсолютно доминирует по численности, составляя от 20 до более 50% всех особей воробьиных птиц.

По набору и соотношению кормовых маневров зяблики в гнездовой период очень похожи на пеночек. Их основные приемы кормодобывания — пастба, дотягивание и броски. Так же, как у пеночек, броски зябликов – короткие и служат в основном для того, чтобы достать беспозвоночное с листьев, находящейся сбоку и над птицей (более половины бросков направлено вверх). Корм, находящийся внизу, зяблики достают в основном путем дотягивания. Однако, передвижение по тонким концевым ветвям для зябликов сопряжено с большими трудностями, чем для пеночек. Во время поиска корма зяблики, так же, как пеночки, перемещаются по тонким ветвям около трети времени (табл. 24). Но в момент схватывания жертвы пеночки почти всегда перемещаются на тонкие ветки, зяблики же почти в половине случаев остаются на более удобных скелетных ветвях. За счет этого листва на периферии веток для них менее доступна.

В июне-июле более 90% времени кормовой активности зяблики проводят в кронах деревьев, собирая беспозвоночных с листьев, хвои и тонких ветвей. В сосняке более или менее равномерно используют весь вертикальный профиль крон, в остальных лесах предпочитают их нижние и средние части (рис. 13). Существенного предпочтения каким-либо определенным древесным породам не отдают, хотя на лиственных деревьях кормятся немного чаще (табл. 26). Елей обычно избегают, сосну предпочитают только там, где в древостое ее мало.

В корме птенцов зяблика в вязово-ольховом лесу преобладали гусеницы и личинки пилильщиков (около 48% кормовых объектов), 23% при-

Таблица 25. СПОСОБЫ ОХОТЫ ВЫЮРКОВЫХ

	Чиж	Снегирь	Чечевица	Зяблик	Юрок
	Маневр				
Пастьба	40	30	56	36	43
Дотягивание	15		30	12	22
Подвешивание	38	-	4	3	7
Броски	3	8	7	32	7
Броски с зависанием	-	62	2	13	12
Зависание "с места"	3	-	2	2	3
Зависание на субстрате	-	~	-	0,6	5
Падающий полет	-	-	-	2	
	Атака				
Склеывание	73	98	95	98	87
Выклеывание	12	2	2	1	4
Расклеывание	15	-	3	0,5	8
Всего регистраций	121	40	57	321	58

ходило на долю пауков, жуков и других нелетающих и плохо летающих беспозвоночных, 29% - на долю хорошо летающих насекомых.

Юрок (*F. montifringilla* L.). В районе работ юрок редок, встречается в наименее заселенных зябликом лесах — сухих и заболоченных сосняках. Реже его можно встретить в темных еловых участках лесных пойм. Численность юрка сильно колеблется по годам. Так же, как в Ленинградской области и южной Карелии (Зимин, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983) юрки в Приветлужье чаще встречаются на гнездовании в годы после обильного плодоношения сосны, когда они прекращают миграцию раньше обычного и оседают на гнездовые в более южных районах. Высыпавшиеся на землю семена сосны служат излюбленным кормом юрков во второй половине мая. Видимо, этим отчасти объясняется их биотопическое распределение. В то же время, в сибирских таежных лесах (Бурский, 1987) и в лесах европейской северной тайги (наши наблюдения) этот вид оказывается таким же эвритопным, как зяблик в Приветлужье.

Кормовое поведение юрка похоже на зяблика. Так же, как зяблики, юрки летом держались в кронах деревьев, лазая по ветвям и собирая бес-

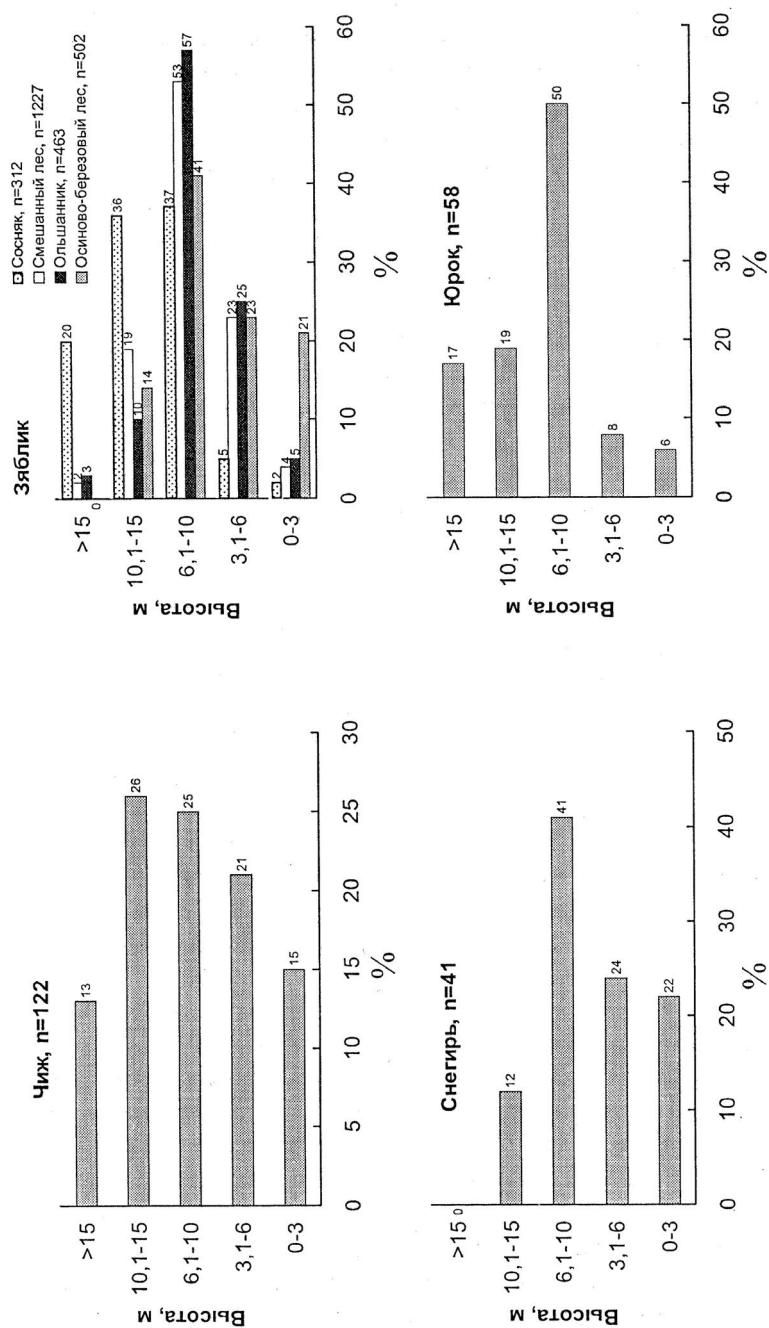


Рис. 13. Вертикальное распределение вьюрковых-кронников

Таблица 26. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ЗЯБЛИКОМ В РАЗНЫХ ВЫДЕЛАХ СМЕШАННОГО ЛЕСА

N° выделов и преобладающие виды деревьев*	Коэффициент использования (Доля встреч птиц/участие дерева в составе леса)				Всего регистраций
	Ель	Сосна	Береза	Осина	
1. Ель, береза, осина	0,5	3,0	1,6	0,9	70
2. Ель, сосна, осина, береза	1,1	0,9	1,1	1,2	921
3. Ель, береза, осина	0,6	4,9	0,8	0,6	499
4. Ель, сосна, береза, осина	0,6	0,2	1,4	1,6	230
В среднем**	0,7	0,6	1,3	1,0	
* перечислены виды деревьев, участие которых в составе леса больше или равно 10% ** без учета случаев, когда на долю вида дерева приходится менее 10%					

позвоночных с листья, хвои и веток. Однако можно отметить, что юрки несколько менее приспособлены к охоте на тонких периферических ветвях и менее подвижны, чем зяблики. Присадой и субстратом кормовых объектов у них чаще оказываются более толстые ветви. Кроме того, юрки реже пользуются бросками, предпочитая собирать корм и доставать его путем дотягивания.

Глава 3

ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И РАЗДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ МЕЖДУ НИМИ

Данные, приведенные в предыдущей главе, позволяют, хотя и в самом приближенном виде, представить себе общую схему компоновки экологических ниш населения воробьиных птиц Приунженской низменности в период гнездования. Важнейшим способом разделения ресурсов среди воробьиных птиц является различное использование пространства. В составе пространственных ниш выделяются две основные компоненты - распределение по макроместообитаниям (биотопическое распределение) и микро-стациональное распределение (использование элементов растительности и высотных пологов внутри биотопа). Эти две компоненты мы проанализировали отдельно, основываясь на материалах наблюдений в районе работ. Дополнительно использованы общие сведения о питании птиц, взятые в основном из литературных источников. Полученная схема разделения ресурсов между видами дополнена анализом распределения родственных видов, а также перекрытия ниш птиц, обитающих совместно в нескольких модельных биотопах.

Классификация видов по месту и способу охоты (жизненные формы)

Эффективность питания большинства воробьиных птиц определяется приспособлением не столько к объекту питания определенного размера и систематической принадлежности, сколько к месту и способу сбора корма. Мы рассмотрели особенности охоты воробьиных птиц района работ, основываясь преимущественно на принципах, изложенных Д.В. Владышевским (1980).

В процессе кормодобыывания выделяются два этапа: обнаружение корма и его добыча. На первом этапе основной значимой чертой потенциальной жертвы является ее заметность. У изученных нами видов птиц различаются два способа поиска корма, рассчитанные на объекты с разной заметностью. При первом птица перелетает с одной присады на другую, довольно долго задерживаясь и осматриваясь на каждой. Место присады и субстрат, на котором находится корм, различны и часто удалены друг от друга. Так поступают виды, специализирующиеся на охоте за подвижными крупными беспозвоночными. Им выгодно обследовать с одной точки возможно большую площадь; детальность при этом не требуется. С другой стороны, с присады можно осматривать труднодоступные поверхности, передвижение по которым неудобно. Это делают, в частности, мелкие представители семейства дроздовых (луговой чекан, зарянка). В любом случае охота с присады исключает мелкие малозаметные объекты. Она заставляет ориентироваться в основном на подвижных беспозвоночных, так

как число присад в пределах территории обитания обычно ограничено, и неподвижные (не возобновляющиеся) объекты вокруг них быстро кончаются.

Второй способ поиска корма — непрерывное передвижение шагами, прыжками или перепархивание по тем же поверхностям, с которых схватывается корм, или вблизи от них (пастьба). Ширина обзора при этом меньше, зато детальность его увеличивается. Если охота с присад требует маневренного полета, скорости и острого зрения, то пастьба предъявляет очень жесткие требования к особенностям, позволяющим передвигаться по кормовой поверхности с той или иной структурой (размерам тела, строению лап и крыльев). Для осмотра труднодоступных участков пасущиеся виды птиц могут использовать специализированные поведенческие приемы - зависание в воздухе, подвешивание к ветвям снизу.

На втором этапе — при добыче корма - решающую роль играет доступность жертвы. Наиболее простой способ охоты - склевывание малоподвижных объектов с окружающих птицу поверхностей - простое собирание. Его в большей или меньшей степени используют все виды птиц. Только этим способом охотятся овсянки и лесной конек. Однако большинство птиц для добычи менее доступного корма использует специальные поведенческие приемы. Так, целый ряд видов извлекает скрытые кормовые объекты: семена из соплодий (семяноядные вьюрковые), беспозвоночных путем раскапывания подстилки (дрозды), насекомых из трещин коры и других укрытий путем расклевывания, зондирования (синицы, пищухи, поползни). Для ловли подвижных беспозвоночных применяется преследование путем бросков на субстрат и в воздух. Реже птицы догоняют насекомых в воздухе (из рассмотренных видов это изредка делали белые трясогузки и мухоловки; способ характерен для ласточек). Доступность корма снижается и в том случае, если он расположен на поверхности, по которой птица не может свободно передвигаться. Группа видов приспособлена к избирательному обследованию таких укрытых участков. При этом птицы часто пользуются для добычи корма проникающими бросками на субстрат.

Анализ приемов охоты, используемых птицами, позволяет охарактеризовать стратегии кормодобывания более детально. Так, **собирателями** можно назвать птиц, охотящихся в основном путем пастьбы.

Истинные собиратели - это виды, которые при поиске и добыче корма не пользуются энергоемкими специализированными приемами. Для них характерны только пастьба или пастьба с дотягиванием, а при добыче корма — склевывание. Истинные собиратели держатся на участках со сравнительно густой растительностью и при этом хорошо приспособлены к передвижению по ней или среди нее. Их кормовые объекты доступны и невелики по размеру.

Собиратели-извлекатели характеризуются способностью доставать кормовые объекты из различных укрытий. При этом они пользуются выклевыванием, расклевыванием, долблением, раскапыванием подстилки. Древесные собиратели-извлекатели при поиске корма обычно пользуются

подвешиванием, что позволяет им осматривать ветви со всех сторон.

Для **собирателей-преследователей** характерно использование, помимо пастбы и дотягивания, энергоемких маневров с применением полета — бросков и зависания. По сравнению с истинными собирателями за счет этих маневров они могут, во-первых, добывать более крупных подвижных беспозвоночных, и, во-вторых, охотиться среди более редкой растительности.

Проникающие собиратели также используют броски для того, чтобы достать корм с неудобной для передвижения поверхности. Но, в отличие от преследователей, они обычно сочетают броски не с зависанием, а с прыжками на поверхность. При этом они как бы ныряют в траву, кустарник или валежник. В поисках корма проникающие собиратели могут осматривать поверхность с присады, а также ловко лазать среди густой растительности. Такой способ охоты позволяет им обследовать участки поверхности земли и приземную растительность в тех местах, где передвижение по земле затруднено - в зарослях, среди валежника и т.п.

Для **подстерегателей**, в отличие от собирателей, охота путем пастбы не характерна. Они высматривают добычу с присады и добывают ее преимущественно путем бросков. Можно различить **подстерегателей ползающих объектов** и **подстерегателей летающих объектов**. Первые охотятся на беспозвоночных, передвигающихся по различным открытым поверхностям (стволам и толстым ветвям, земле и т.п.); вторые - на летающих беспозвоночных. Подстерегатели летающих объектов обычно сочетают броски с преследованием насекомых в воздухе.

Целый ряд птиц может использовать в зависимости от трофической ситуации разные стратегии кормодобывания. Так, например, зарянка и луговой чекан могут охотиться и как проникающие собиратели, и как подстерегатели ползающих объектов. Зяблик ранней весной и осенью кормится как истинный собиратель, а летом — как собиратель-преследователь. Синицы в летний период включают в число своих приемов охоты элементы, характерные для собирателей-преследователей. Однако для каждого вида или более высокой систематической категории можно выделить одну или, редко, две стратегии кормодобывания, к использованию которой они наиболее приспособлены в силу своих морфологических и поведенческих особенностей. Опираясь на сведения об основных стратегиях охоты видов, местах кормодобывания и корме, мы составили экологическую классификацию видов воробьиных Приветлужья, которая приведена ниже.

Жизненные формы воробьиных птиц Приветлужья (на основе экологической классификации О.В. Бурского (1987), с изменениями)

1. ОБЛИГАТНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

1.1. Охотящиеся у земли

1.1.1. Истинные собиратели — *коньки*.

1.1.2. Собиратели-преследователи — *трясогузки*.

1.1.3. Проникающие собиратели - *зарянка, соловей, крапивник, лесная завирушка*.

1.1.4. Собиратели-извлекатели — *дрозды*.

1.1.5. Подстерегатели:

а) крупных беспозвоночных — *жулан*;

б) мелких беспозвоночных - *луговой чекан* (охотится также как проныкающий собиратель).

1.2. Охотящиеся в толще древесного, кустарникового яруса или высокоотравья

1.2.1. Истинные собиратели жесткостебельных травянистых зарослей - *камышевки, сверчки*.

1.2.2. Истинные собиратели кустарниковых зарослей и нижних лесных пологих - *славки*.

1.2.3. Собиратели-преследователи с ветвей (лиственные деревья) — *пеночки, пересмешка*.

1.2.4. Истинные собиратели с ветвей (хвойные деревья) - *желтоголовый королек*.

1.2.5. Собиратели-извлекатели с ветвей деревьев - *синицы*.

1.2.6. Собиратели-извлекатели со стволов - *пищуха, поползень*.

1.2.7. Подстерегатели беспозвоночных, находящихся на поверхностях — *горихвостка-лысушка, мухоловка-пеструшка, малая мухоловка*.

1.2.8. Подстерегатели беспозвоночных в воздухе - *серая мухоловка*.

2.1. ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (виды, питающиеся как растительной, так и животной пищей)

2.1. Охотящиеся у земли

2.1.1. Истинные собиратели - *овсянки, полевой жаворонок*.

2.2. Охотящиеся в толще древесного и кустарникового яруса

2.2.1. Собиратели - вьюрковые подсемейства зябликовые. В период гнездования зяблик охотится как собиратель-преследователь, юрок - видимо, в основном как истинный собиратель. В другие сезоны кормятся как истинные собиратели, охотящиеся у земли.

3. ОБЛИГАТНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ СЕМЯН

3.1. Собиратели-извлекатели семян из соплодий — вьюрковые подсемейства щеглиные. Стратегия извлекателей семян из соплодий используется преимущественно вне периода гнездования. В летнее время могут применять другие способы кормодобывания, рассчитанные на потребление беспозвоночных или смешанного корма.

Стратегии кормодобывания, используемые в период гнездования

3.1.а. Истинные собиратели, охотящиеся у земли — *щегол, зеленушка*.

3.1.б. Истинные собиратели кустарниковых зарослей и нижних пологих леса - *чечевица*.

3.1.в. Собиратели-извлекатели беспозвоночных с ветвей деревьев - *чиж*.

3.1.г. Подстерегатели-преследователи беспозвоночных, находящихся на поверхностях — *снегирь*.

Классификация видов по биотопическому распределению

Классификация видов по биотопическому распределению позволяет выявить орнитокомплексы, приуроченные к определенным типам растительности. Для составления классификации мы использовали два подхода: объединение видов по сходству наборов предпочитаемых местообитаний и сравнение полных биотопических спектров (группировка по степени сходства друг с другом и отличия от всех остальных). Материалом служили данные о численности в 33 биотопах, где проводились учеты путем картирования на пробных площадях.

В первом случае мерой предпочтения биотопа был коэффициент использования K_i — отношение численности вида в данном местообитании к среднему по всем занятым им биотопам обилию. Виды с $K_i > 1$ считались предпочитающими биотоп, $K_i < 1$ — избегающими. Во втором — сходство полных ценотических ареалов оценивалось с использованием алгоритма и программы, разработанных В.А. Трофимовым (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980). В качестве меры сходства использован нецентрированный коэффициент линейной корреляции. Выделение наборов местообитаний, предпочитаемых группами видов, проведено с помощью программы "Территориальный анализ классов", разработанной В.Л. Куперштохом. Данные обоих классификационных процедур оказались очень сходны. Ниже мы приводим их обобщенные результаты — объединение видов в группы со сходным биотопическим распределением. Для разделения групп на подгруппы привлечены также данные о размещении территорий обитания в мозаичных местообитаниях и об использовании элементов среды, а для белой трясогузки и обыкновенной овсянки — об использовании ими биотопов, не вошедших в основной список.

Классификация видов по биотопическому распределению

1. ПТИЦЫ ВЗРОСЛЫХ ЛЕСОВ

1.1. Птицы, предпочитающие низкопродуктивные сухие и заболоченные сосняки (включая сомкнутые молодняки) - *горихвостка-лысушка*, *дереяба*, *серая мухоловка*, *хохлатая синица*, *юрок*.

1.2. Птицы лесов со средней продуктивностью растительности (ку-старничково-разнотравных и мохово-кустарничковых ельников и различных производных лесов на их месте).

1.2.1. Птицы, наиболее многочисленные в березняках и осинниках — *трещотка*, *зеленая пеночка*.

1.2.2. Птицы, предпочитающие смешанные леса - *зарянка*, *певчий дрозд*, *теньковка*, *желтоголовый королек*, *пищуха*, *малая мухоловка*.

1.2.3. Птицы, предпочитающие темнохвойные леса - *московка*, *снегирь*.

1.3. Птицы высокопродуктивных влажнотравных лесов

1.3.1. Виды, предпочитающие влажнотравные лиственные леса - *соловей, белобровик, рябинник, садовая славка, поползень, зеленушка, дубонос, щегол*.

1.3.2. Птицы, предпочитающие смешанные и темнохвойные леса — *крапивник, Черноголовка, пересмешка, мухоловка-пеструшка, большая синица*.

1.4. "Лесные эвритопы" - птицы, встречающиеся в лесах с разной продуктивностью, составом видов деревьев и другими особенностями.

1.4.1. Виды с более высокой численностью в хвойных лесах — *пухляк, чиж, клест-еловик*.

1.4.2. Виды с максимумом численности в лиственных лесах — *зяблик*.

2. ПТИЦЫ НЕЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

2.1. Виды пустошей - местообитаний с мохово-кустарничковым напочвенным покровом, а также предпочитающие участки, лишенные растительности (открытые вырубки и т.п.).

2.1.1. Виды, заселяющие все типы пустошей, но предпочитающие моховые болота - *лесной конек, луговой чекан*.

2.1.2. Виды, избегающие болот - *белая трясогузка, обыкновенная овсянка, жулан*.

2.1.3. Виды мезотрофных болот и лесоболотных комплексов - *овсянка-ремез*.

2.2. Виды разнотравно-злаковых сообществ

2.2.2. Птицы, селящиеся на лугах и избегающие посевов — *желтая трясогузка, дубровник*.

2.3. Птицы, предпочитающие посевы — *полевой жаворонок*.

2.4. Виды высокоотравных полей и опушек - *речной сверчок, садовая камышевка, болотная камышевка, серая славка, чечевица*.

2.5. Виды осоковых болот — *барсучок, камышовая овсянка*.

3. ПТИЦЫ МОЛОДЫХ ЛЕСОВ

3.1. Виды, предпочитающие мохово-кустарничковые молодняки — *лесная завирушка, славка-завирушка*.

3.2. Виды, широко распространенные по различным молоднякам и опушкам - *весничка*.

Таким образом, по предпочтению биотопов воробьиными птицами выделяются три четкие группы видов — лесных стенотопов. Они приурочены к лесам разных серий и стадий экогенеза, отличающихся продуктивностью растительности. Наряду со стенотопными отмечено небольшое число эвритопных видов, заселяющих леса независимо от их принадлежности к сукцессионным рядам. Лесные стенотопы и эвритопы образуют комплекс видов птиц поздних и средних стадий экогенетической и демулационной сукцессий растительности.

Птицы открытых местообитаний объединяются в группы видов, предпочитающих биотопы с различной структурой напочвенной растительности: а) с мохово-кустарничковым покровом или в значительной степени без

растительности; б) разнотравно-злаковые; в) с двудольным жесткоствельным высокотравьем; г) с жесткоствельными осоковыми зарослями. Эти группы соответствуют сериям и стадиям экогенеза с различной продуктивностью растительности. Эвритопных видов среди обитателей нелесных местообитаний нет.

Видов птиц, предпочитающих молодые леса, мало. Среди них один эвритопный и два отдающих предпочтение мезотрофным молоднякам. Остальные молодые леса предпочитающих их видов не имеют.

При сопоставлении классификаций видов воробьиных птиц по биотопическому распределению с системой жизненных форм обнаруживается интересная закономерность. На основании биотопического распределения мы уже выделили три группы видов птиц, приуроченных к лесам с разным уровнем продуктивности. Анализ видового состава птиц показывает, что каждая группа состоит по преимуществу из видов, относящихся к разным жизненным формам. Если жизненная форма в группе представлена несколькими видами, то они предпочитают разные стадии деградационного восстановления растительности и входят в разные подгруппы. Наборы жизненных форм в разных лесных биотопических группах во многом похожи. Так, везде представлены собиратели-извлекатели беспозвоночных с ветвей деревьев, наземные собиратели-извлекатели, подстерегатели-преследователи беспозвоночных на поверхностях. В двух последних группах к ним присоединяются собиратели-извлекатели со стволов и собиратели-преследователи беспозвоночных в кронах деревьев (табл. 27). При сходстве наборов жизненных форм видовые списки различны. То есть, в орнитоценозах разных лесов мы находим сходные наборы вакансий, занятые различными видами.

В то же время, состав жизненных форм в разных лесных орнитоценозах несколько различается. От бедных к высокопродуктивным лесам разнообразие увеличивается. Появляющиеся с ростом продуктивности растительности жизненные формы в основном используют дополнительные поверхности питания. Так, собиратели-преследователи беспозвоночных на ветвях осваивают периферические части крон лиственных деревьев и ели, которых нет в низкопродуктивных сосняках. Появление проникающих собирателей с земли связано с тем, что ровная открытая поверхность лишайникового или мохового ковра бедных сосняков заменяется в более продуктивных лесах травянистой и кустарничковой растительностью с участками густого подроста и подлеска. С увеличением густоты листвы в нижних ярусах леса во влажнотравных лесах появляются специализированные собиратели беспозвоночных в нижних пологах леса. В то же время, только в бедных сосновых лесах есть свой вид - преследователь беспозвоночных в воздухе серая мухоловка). В остальных лесах охотиться таким путем труднее из-за густоты растительности.

Кроме птиц, специфичных для определенных лесов, лесные орнитоценозы включают небольшое число видов-эвритопов. При совершенно

различных способах кормодобывания эти виды объединяет одна общая черта — способность использовать в разных местообитаниях различные поверхности питания.

В группах видов, предпочитающих нелесные местообитания, число жизненных форм в 2 — 4 раза меньше, чем в лесных (табл. 28). Каждая группа обладает своеобразным набором жизненных форм, приспособленных к использованию кормовой поверхности с соответствующей структурой. Так, вырубки и моховые болота предпочитают истинные собиратели, собиратели-преследователи и подстерегатели, нуждающиеся в открытых хорошо просматривающихся поверхностях. В группу видов, свойственных осоковым болотам и кустарниково-высокотравным зарослям входят хорошо лазающие виды - собиратели с высокотравья и кустарниковых зарослей. В несколько биотопических групп птиц входят представители только одной жизненной формы - наземные собиратели смешанных кормов. Они представлены в каждой группе отдельным видом.

Таким образом, после упрощения и схематизации вырисовывается следующая картина использования пространства воробьиными птицами. Леса заняты тремя орнитокомплексами, состоящими в значительной степени из одних и тех же жизненных форм, но с разными наборами видов. Кроме того, несколько видов лесных эвритопов селятся везде, лишь бы был древостой. Открытые пространства "с точки зрения птиц" делятся на пустоши, луга, осоковые болота и влажнотравные заросли. Для каждого из этих вариантов характерен своеобразный набор жизненных форм и видов. Птиц, которые могли бы использовать их все, не находится.

Использование ресурсов родственными видами

Известно, что родственные виды птиц обычно предпочитают разные местообитания (Lack, 1971). Анализ биотопического распределения показывает, что виды, относящиеся к одной жизненной форме, в совокупности заселяют все местообитания, в которых характерный для них способ охоты может эффективно применяться (то есть, присутствуют необходимые для поиска и сбора корма структурные элементы среды). При этом разные виды отдают предпочтение различным местообитаниям. Поскольку одна жизненная форма в районе, как правило, представлена родственными видами, их предпочитаемые биотопы в подавляющем большинстве оказываются различными (рис. 14). Но и в тех случаях, когда к одной жизненной форме относятся неродственные виды, их биотопические оптимумы четко разделены. Примером могут служить наземные проникающие собиратели (соловей, зарянка, лесная завирушка, крапивник), подстерегатели-преследователи беспозвоночных на поверхностях (горихвостка-лысушка, мухоловка-пеструшка, малая мухоловка).

Таблица 27. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ВИДЫ ПТИЦ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИХ ЛЕСА

ПЕЧА				
Жизненные формы	Стенотопные виды с максимумами численности в:			Эвритопные виды
	низкопродуктивных сухих и заболоченных сосняках	мохово-кустарничковых и разнотравных лесах со средней продуктивностью	богатых влажнотравных лесах	
ОБЛИГАТНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ				
Собиратели истинные и преследователи с ветвей деревьев	-	трещетка, теньковка, зеленая пеночка, желтоголовый королек	пересмешка	-
Собиратели-извлекатели с ветвей	хохлатая синица	московка	большая синица	пухляк
Собиратели-извлекатели со стволов	-	пищуха	поползень	-
Собиратели с кустарника и нижних лесных пологов	-	-	садовая славка, Черноголовка	-
Наземные проникающие собиратели	-	зарянка	соловей, крапивник	-
Наземные собиратели-извлекатели	деряба	певчий дрозд	белобровик, рябинник	-
Подстерегатели беспозвоночных на поверхностях	горихвостка-лысушка	малая мухоловка	мухоловка-пеструшка	-
Подстерегатели беспозвоночных в воздухе	серая мухоловка	-	-	-
ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ				
Собиратели с ветвей деревьев	юрок	-		зяблик
ОБЛИГАТНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ СЕМЯН				
Собиратели-извлекатели семян из соплодий	-	снегирь	зеленушка, дубонос	чиж, клест-еловик
Всего жизненных форм	5	7	8	3

Таблица 28. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ВИДЫ ПТИЦ НЕЛЕСНЫХ МЕСТО-ОБИТАНИЙ

Жизненная форма	Вида птице максимумами численности на (в):			
	моховых болотах, вырубках, несомкнутых молодняках	злаковых лугах	осоковых болотах	кустарниково-высокотравных зарослях
ОБЛИГАТНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ				
Наземные собиратели: преследователи истинные	белая трясогузка лесной конек	желтая трясогузка	-	-
Подстерегатели: крупных объектов мелких объектов	жулан луговой чекан	-		-
Собиратели жесткостебельных травянистых зарослей	-	-	барсучок	речной сверчок, садовая, болотная камышевка
Собиратели с кустарников	-	-	-	серая славка
ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ				
Истинные собиратели с земли	обыкновенная овсянка	дубровник, полевой жаворонок	камыиевая овсянка	-
ОБЛИГАТНЫЕ ПОТРЕБИТЕЛИ СЕМЯН				
Собиратели-извлекатели семян из соплодий	-	-	-	чечевица
Всего жизненных форм	5(3)	2	2	3

Чаще всего биоценотические оптимумы родственных видов¹ приходятся на стадии — аналоги разных рядов сукцессии. Если в один род или семейство входят несколько лесных видов птиц, то один из них обычно предпочитает поздние стадии ксеросерии и олиготрофной гидросерии (сухие и заболоченные сосняки), другой — леса мезотрофного и евтрофного предклимаксов (мохово-кустарничковые и кустарничково-разнотравные

¹ Родственными считали птиц, принадлежащих к одному семейству или подсемейству

сосново-березовые, смешанные и еловые, или часть из них), третий — влажнотравные леса средних стадий евтрофной гидросерии. То есть, выбираются поздние стадии разных демулационных рядов. Так обстоит дело с мухоловками: леса первой из перечисленных групп предпочитает серая мухоловка, второй — малая (смешанные и еловые), третьей - пеструшка. Сходная картина отмечена для трех видов синиц (хохлатая — московка — большая синица), трех мелких представителей дроздовых (горихвостка — зарянка - соловей), дроздов (первую и вторую группу лесов предпочитают соответственно деряба и певчий дрозд, третью - белобровик и рябинник). В паре зяблик - юрок первый предпочитает леса с более высокой продуктивностью растительности (мезотрофные и евтрофные поздней и средней стадии экогенеза), второй селится в низкопродуктивных сосняках (ксеросерии и олиготрофной гидросерии).

Среди нелесных видов принцип предпочтения аналогичных стадий разных сукцессионных рядов ярче всего проявляется на примере овсянок. Разные виды заселяют комплексы ранних стадий различных рядов смен. Так, камышовая овсянка и овсянка-ремез выбирают начала экогенеза соответственно евтрофной и мезотрофной гидросерий; дубровник - начала демулационного ряда евтрофного предклимакса, обыкновенная овсянка - начала демулационных рядов предклимаксов ксеросерии и мезотрофной гидросерии. Среди трясогузковых на долю желтой трясогузки приходятся луга начала евтрофного демулационного ряда, лесного конька — ранние стадии всех остальных сукцессионных рядов, кроме евтрофного. Белая трясогузка выбирает "досукцессионные" участки, где растительность отсутствует.

Среди славковых, большинство видов которых тяготеет к евтрофной гидросерии, принцип разделения местообитаний несколько иной. Представители разных родов предпочитают в основном разные стадии экогенеза. Так, оптимумы камышевок и речного сверчка приходятся на ранние (осоковые и таволговые) стадии экогенеза, славок и пересмешки — на среднюю, пеночек - на предклимаксную. Разделение видовых ценотических оптимумов происходит за счет предпочтения разных стадий демулации или биотопов, отличающихся по степени выраженности древесного яруса. Это характерно для двух камышевок (болотная выбирает более открытые биотопы, садовая - более залесенные); трех славков (серая - несомкнутые молодняки, опушки; садовая — сомкнутые молодняки, лиственные леса; Черноголовка — смешанные леса), отчасти - пеночек (весничка - молодняки, опушки; трещотка — лиственные леса, зеленая пеночка - лиственные и смешанные, теньковка - смешанные и еловые).

Наряду с бросающейся в глаза картиной разделения биотопических оптимумов родственных видов отмечен ряд случаев, когда оптимумы полностью или частично совпадают. Рассмотрим эти совпадения более подробно.

1. Вьюрковые подсемейства щеглиные. Эти птицы в зимний

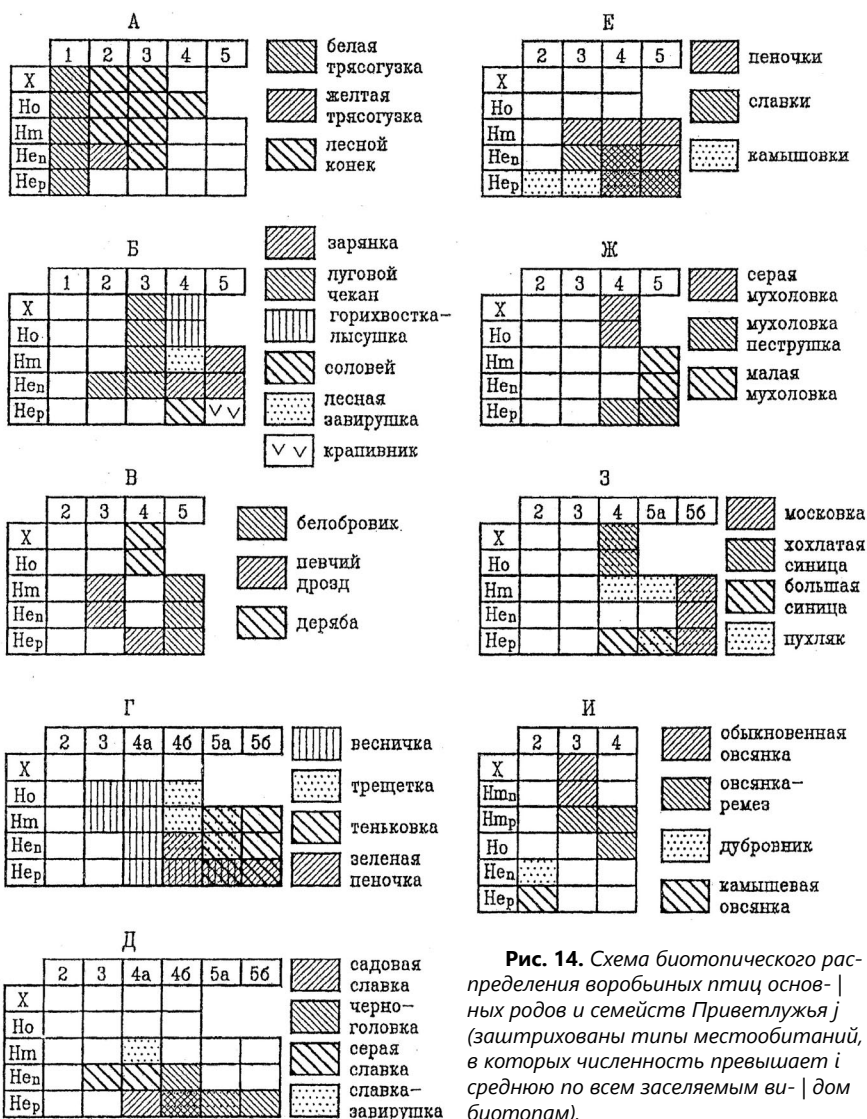


Рис. 14. Схема биотопического распределения воробьиных птиц основных родов и семейств Приветлужья (заштрихованы типы местообитаний, в которых численность превышает среднюю по всем заселяемым видам биотопам).

1 — участки, лишенные растительности; 2 — открытые травянистые или мохово-кустарничковые биотопы; 3 — несомкнутые молодые яли; 4 — сосновые или мелколиственные леса: а - сомкнутые молодняки, б - взрослые леса; 5 — леса с темнохвойными деревьями в верхнем ярусе: а - смешанные, б - темнохвойные.

X — ксеросерия; Ho, Hm, He — олиготрофная, мезотрофная и евтрофная гидросерии (с индексом p - ранние стадии экогенеза, ср - средние, n - поздние),

А — сем. трясогузковые; Б — мелкие дроздовые и другие виды, кормящиеся как наземные проникающие собиратели беспозвоночных; В — дрозды; Г — пеночки; Д — славки; Е — представители основных родов сем. славковых; Ж — мухоловки; З — синицы; И — овсянки

период специализируются на извлечении семян из соплодий и, как правило, используют разные виды корма. В летний период, как показали наблюдения, для них характерны различные стратегии кормодобывания. Значительно перекрываются биотопические оптимумы **чижа**, **снегиря** и **клевста-еловика**, а также **щегла** и **зеленушки**. При этом снегирь в значительной степени охотится как подстерегатель-преследователь беспозвоночных на поверхностях, и держится в нижних пологах леса. Чиж кормится в кронах как собиратель беспозвоночных с ветвей. Клевсты же продолжают летом, как и зимой, использовать растительные корма.

У зеленушки и щегла в летний период сходны не только биотопы, но и места и способы кормодобывания, хотя щегол несколько чаще лазает по травянистым растениям.

2. **Мелкие представители семейства дроздовых и дрозды.** Совпадают предпочитаемые местообитания **горихвостки** и **деребы**, **зарянки** и **певчего дрозда**, **соловья** и **белобровика** с **рябинником**. Разделение ресурсов осуществляется за счет различий в местах и способах охоты: дрозды извлекают корм из подстилки, мелкие дроздовые — собирают с поверхности почвы или растительности. Соответственно, и состав корма различен. Так, например, у дроздов рябинника и белобровика основу корма птенцов составляют дождевые черви, у соловья — насекомые.

3. На одни и те же влажнотравные леса приходятся максимумы численности **пересмешки** — с одной стороны, **славков садовой** и **Черноголовки** — с другой. Сходен также и состав корма, приносимого птенцам. Однако собирают его птицы на разной высоте. Славки предпочитают нижнюю часть крон, пересмешка — среднюю и верхнюю.

4. Биотопический ареал **речного сверчка** перекрывается с ареалами **садовой** и **болотной камышевки**. Судя по литературным данным, между ними имеет место разделение предпочитаемых вертикальных частей травостоя: сверчки — приземная часть, поверхность земли; камышевки — основная толща, несущая листья.

5. На одни и те же вязово-ольховые влажнотравные леса приходятся максимумы численности **дроздов рябинника** и **белобровика**. Взаимоотношения этих видов мы изучили более подробно (Губин, Преображенская, Боголюбов, 1990). Рассмотрены три оси экологических ниш: временная, трофическая и пространственная. В анализ пространственного распределения включали взаимное расположение гнездовых участков и колоний и места сбора корма.

Рябинники и белобровики прилетают одновременно, обычно в середине апреля, и держатся до начала гнездования в смешанных стаях.

Смешанные стаи отмечены для дроздов и во время зимовки (Jue, 1981). К гнездованию обычно приступают в начале мая, причем у белобровиков оно растянуто на месяц и более, а у рябинников протекает в более сжатые сроки. Среднее перекрытие ниш дроздов по времени гнездования составило 0,69. Оно значительно колебалось по годам (в 1983 г. — 0,47; в 1984 г. — 0,67; в 1985 г. — 0,92).

Состав корма птенцов практически идентичен (перекрывание 0,88). Так, из 43 прилетов с кормом у рябинника в 37 случаях родители приносили только дождевых червей (86%), у белобровиков на 47 прилетов 46 - с дождевыми червями (98%). Преобладание в корме обоих видов дождевых червей подтверждается нашими данными шейных перевязок и литературными данными о составе птенцового корма (Lubcke, 1975; Мальчевский, Пукинский, 1983). Зимой, во время нахождения в смешанных стаях, между дроздами отмечено больше трофических различий (Jue, 1981). Белобровики чаще кормятся более мелкими беспозвоночными, живущими на поверхности подстилки, тогда как рябинники чаще используют крупных беспозвоночных из толщи почвы. Особенности поведения при этом у обоих видов сходны.

Рябинники в ольхово-вязовых лесах гнездятся колониями. В случае конкурентного вытеснения гнезда белобровиков чаще находились бы вне колоний рябинника. Однако наблюдалась (по данным, полученным в конце мая) обратная картина. На пробной площади (33 га) концентрация гнезд белобровика в колониях рябинника превысила ожидаемую при случайном распределении в 4,5 раза. Сплошное картирование ольховых перелесков (на площади 1,4 км²) выявило 34 гнездовых участка белобровика, из которых 12 приходилось на колонии рябинника. Площадь последних составила 18 га. То есть, в колониях рябинника белобровиков было в 3 раза больше, чем можно ожидать в отсутствие предпочтения колоний. Тяготение различных видов воробьиных птиц к колониям рябинников отмечалось неоднократно (Slagsvoid, 1979, 1980). По-видимому, оно объясняется тем, что рябинники активно защищают территорию колонии от хищников. Интересно отметить, что гнездящиеся рябинники, в свою очередь, иногда пользуются защитой дербника (Wiklund, 1982; Hogstad, 1982).

Наибольшие различия между белобровиком и рябинником обнаружались в выборе мест охоты. Рябинники для сбора корма предпочитают поля и луга, окружающие ольховые перелески (89% встреч птиц, собирающих корм для птенцов). При этом они могут удаляться от гнезда не менее чем на 400 м. Белобровики, наоборот, охотятся в лесу, в пределах своих гнездовых участков (79%). Перекрывание ниш по этому параметру наименьшее - 0,26.

Анализ высоты расположения гнезд рябинников и белобровиков показывает, что рябинники в основном гнездятся в среднем высотном ярусе леса, а белобровики - в нижнем (табл. 29). При этом рябинники в основном используют лиственные деревья, а белобровики — в большей степени землю и пни. Рябинники при гнездовании используют больший диапазон высот, но при этом меньший, чем у белобровиков, набор мест устройства гнезда (табл. 30). Среднее суммарное перекрывание по высоте и месту устройства гнезд - 0,40, при этом в 1983 г. - 0,34, в 1984 - 0,38, в 1985 - 0,49.

Таким образом, разделение ниш рябинника и белобровика в гнездовое время происходит в основном по пространственному параметру — по местам сбора корма. В меньшей степени виды различаются по времени

гнездования и почти одинаковы по составу птенцового корма. Наряду с разделением пространственных ниш наблюдается концентрация гнезд белобровика в колониях рябинника. Здесь мы сталкиваемся со своеобразным вариантом комменсализма, когда одиночно гнездящийся вид оказывается под защитой своего колониального сородича.

Частично совпадают предпочитаемые местообитания трех видов пеночек: трещотки, зеленой пеночки и теньковки. Мы рассмотрели пространственные ниши этих видов (Украинская, Преображенская, Боголюбов, 1993). Перекрытие биотопических ареалов зеленой пеночки с двумя другими видами составляет 0,70-0,75, трещотки и теньковки - 0,50. Предпочитаемые биотопы веснички и трех других пеночек различны (перекрытие - 0,2—0,4).

Разделение пространственных ниш между трещоткой и зеленой пеночкой, трещоткой и теньковкой в местах совместного обитания достигается за счет использования разных высотных зон (перекрытие по оси вертикального распределения — 0,62-0,64). Трещотки держатся в основном в нижних частях крон и под кронами, два других вида - в средних и верхних частях крон. Теньковка и зеленая пеночка сходны и по использованию высотных пологов, и по выбору частей крон деревьев (перекрытие по этим параметрам — около 0,90), но отношение к деревьям разных пород у них несколько различается (перекрытие — 0,70). Так, зеленая пеночка в смешанных лесах выбирает ольху, осину и березу; теньковка ни одной породе предпочтения не отдает, но на ее гнездовом участке обязательно должны быть хвойные деревья. Из-за этого биотопический оптимум зеленой пеночки включает лиственные и смешанные леса, а теньковки - смешанные и некоторые хвойные. Перекрытие биотопических ареалов — 0,70 — формируется в основном за счет того, что в число предпочитаемых биотопов у обоих видов входят смешанные леса.

Таким образом, разделение ниш видов пеночек при совместном обитании достигается за счет предпочтения разных высотных пологов леса или различий в использовании древесных пород.

Можно заключить, что во всех рассмотренных случаях, кроме одного, родственные виды воробьиных птиц (в пределах одного семейства) делят ресурсы путем различного использования пространства.

Чаще всего они предпочитают разные биотопы, если же биотопические оптимумы совпадают - разные микроместообитания. Исключение составляют щегол и зеленушка. Отчасти в этом, возможно, виноват недостаток данных; однако известно, что летние корма не являются для семеноядных выюрковых лимитирующими, и они могут совместно потреблять массовые ресурсы.

Использование ресурсов видами, обитающими совместно в одном биотопе

В предыдущих разделах показано четкое разделение макро- и микростаций видами воробьиных птиц. В одном местообитании совместно

живут, как правило, птицы, относящиеся к разным жизненным формам; виды одной жизненной формы предпочитают разные биотопы. Если же они все же выбирают один и тот же тип местообитания, то используют в нем разные элементы среды.

Такая картина получается, когда при классификации мы опираемся на наиболее типичные для видов места и способы сбора корма и местообитания с максимальной численностью. Однако птицы сравнительно часто кормятся неспецифическими способами и в местах, не самых характерных для вида. Значительная часть особей живет вне биотопического видового оптимума. Обеспечивает ли система использования пространства, описанная выше, постоянное разделение ресурсов видами воробьиных птиц в конкретных биотопах?

Для того чтобы ответить на этот вопрос, мы рассмотрели использование среды во время охоты птицами четырех местообитаний: двух лесных (богатые влажнотравные вязово-ольховые леса и низкопродуктивные сухие и заболоченные сосняки) и двух нелесных (разнотравно-злаковые луга и осоковые болота). Сравнивали распределение птиц разных видов по микростациям (высотным пологам и элементам растительности), а в вязово-ольховом лесу - также состав корма птенцов.

Вязово-ольховые леса

Вязово-ольховый лес входит в число оптимальных биотопов для птиц, предпочитающих влажнотравные леса. Из числа этих видов мы исследовали 9: садовую славку, большую синицу, мухоловку-пеструшку, соловья, белобровика, Черноголовку, пересмешку, садовую и болотную камышевок. У пяти первых видов ольшанник приходится как раз на "центр" биотопического оптимума; у остальных оптимальные биотопы смещены на более ранние стадии демулационного ряда (камышевки) или более поздние (Черноголовка и пересмешка - пойменные смешанные леса). В анализ включили также зяблика — эвритопный вид и два вида, у которых вязово-ольховый лес не входит в число оптимальных биотопов - зеленую пеночку и серую мухоловку.

По набору кормовых микростаций виды ольшанника подразделяются следующим образом. Наиболее крупную группу образуют "кронники", охотящиеся на ветвях деревьев (рис. 15). В нее входят славки садовая и Черноголовка, зеленая пеночка, пересмешка, большая синица и зяблик. Перекрытие ниш пар видов, входящих в эту группу, по оси микростационального распределения превышает 0,6, а в среднем составляет 0,83 (по: Pianka, 1973). Внутри этой группы различаются две подгруппы: птиц, предпочитающих концевые и средние части ветвей (пересмешка, зеленая пеночка и садовая славка) и более активно использующих скелетные ветви (Черноголовка, зяблик и большая синица). Перекрытие ниш между парами видов внутри подгрупп - около 0,9. Садовая и болотная камышевка выделяются как "травяные" виды (перекрытие их ниш между собой - 0,89). При этом жесткостебельное высокотравье для болотной камышевки служит основным местом охоты, а садовая камышевка довольно часто кормится и на

деревьях. В этом случае она предпочитает концевые ветви (перекрытие ниш с зеленой пеночкой и пересмешкой по оси микростадий - 0,62 и 0,86, с садовой славкой - 0,60).

Ниши остальных четырех видов хорошо обособлены как друг от друга, так и от ниш "травяных" видов и кронников. Так, серая мухоловка ловит около половины добычи в воздухе; перекрытие ее ниши составляет более 0,5 только с пересмешкой. Мухоловка-пеструшка чаще схватывает насекомых со стволов, ветвей и земли, реже ловит их в воздухе. Наиболее значительно ее ниша по оси микростадий перекрывается с нишей соловья (0,59) и пересмешки (0,52).

Соловей охотится на земле, валежнике и скелетных частях деревьев (наиболее существенно перекрытие ниш с мухоловкой-пеструшкой, зяблком - 0,53 и белобровиком — 0,59). Наконец, ниша белобровика, хотящегося на земле, существенно перекрывается только с нишей соловья.

Анализ вертикального распределения птиц позволяет выделить виды нижнего яруса: белобровика, соловья и болотную камышевку, и виды верхних пологов леса: пересмешку и зеленую пеночку. Остальные птицы охотятся в разных высотных пологам, избегая подниматься выше 10 м.

По оси используемых микростадий, кроме группы из шести видов "кронников", значительное перекрывание ниш отмечено для 11 пар видов ("значительными" считали показатели, превышающие среднее перекрывание пар всех рассматриваемых видов: 0,47 - для оси микростадий, 0,67 - для оси вертикального распределения). Из этих 11 пар 6 пар используют разные высотные зоны. За счет различий в использовании пологов растительности в группе кронников оказываются разделенными славки — с пересмешкой и зеленой пеночкой, а также пересмешка и зяблик.

Таким образом, 14 пар видов в вязово-ольховом лесу сходно используют и микростадии, и высотные зоны. Из этих пар 3 включают виды, относящиеся к одной жизненной форме, и 11 - к разным (табл. 31).

Для части пар видов со сходным использованием растительности проанализирован состав корма птенцов. Для всех видов, кроме большой синицы и серой мухоловки, использованы собственные данные о питании птенцов, собранные примерно в одно и то же время (в июне - начале июля 1985-86 г.) в вязово-ольховом лесу. Для большой синицы и серой мухоловки сведения взяты из литературы (Мальчевский, 1959). Большая часть видов (славки, пересмешка, зяблик, большая синица, соловей) выкармливают птенцов в основном гусеницами и личинками пилильщиков. В

Таблица 29. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГНЕЗД ДРОЗДОВ ПО ВЫСОТНЫМ ПОЛОГАМ ВЯЗОВО-ОЛЬХОВОГО ЛЕСА, %

Высота, м	Рябинник	Белобровик
0-0,9	1,2	51,2
1-2,9	37,0	32,6
3-4,9	28,5	1 1,6
5-10,0	32,1	4,6
выше 10	1,2	0
Ширина ниши	0,53	0,53
Всего гнезд	81	43

Таблица 30. МЕСТА УСТРОЙСТВА ГНЕЗД ДРОЗДОВ В ВЯЗОВО-ОЛЬХОВОМ ЛЕСУ, %

Место устройства гнезда	Рябинник	Белобровик
Земля	0	19,5
Валежник	3,7	4,9
Высокие пни (остолопы)	7,3	21,9
Ольха	30,9	19,5
Вяз	55,6	29,3
Другие деревья (береза, черемуха, ель)	2,5	4,9
Ширина ниши	0,35	0,73
Всего гнезд	81	43

рационе мухоловок преобладают хорошо летающие насекомые, дроздов-белобровиков - дождевые черви. Более или менее заметные различия по составу корма из 14 пар видов со сходными пространственными нишами отмечены только в трех парах: между соловьем и белобровиком, пересмешкой и серой мухоловкой, мухоловкой-пеструшкой и соловьем. В остальных парах перекрывание ниш по составу корма составляло 0,79-0,99 как между видами одной, так и разных жизнен-

ных форм.

Таким образом, в вязово-ольховом лесу в гнездовое время ряд видов птиц обладает значительно перекрывающимися нишами — как пространственными, так и трофическими. Ниши могут совпадать как у родственных видов со сходной стратегией охоты, так и у видов, относящихся к разным жизненным формам.

Сухие и заболоченные сосняки

В сосновых лесах ксеросерии и олиготрофной гидросерии рассмотрено перекрывание пространственных ниш 6 видов птиц. Для трех из них — серой мухоловки, хохлатой синицы и горихвостки эти леса оптимальны; для трещотки и мухоловки пеструшки — вне биотопического оптимума; шестой вид — эвритопный зяблик. По оси микростабиального распределения в сосняке так же, как в вязово-ольховых лесах, выделяется группа кронников - хохлатая синица, трещотка, горихвостка, зяблик. Их ниши практически совпадают (перекрывание 0,80 - 0,90). Серая мухоловка и мухоловка-пеструшка по набору используемых микроместообитаний отличаются как друг от друга, так и от кронников. Серая мухоловка значительную часть корма ловит в воздухе (максимальное перекрывание с нишей горихвостки - 0,65 и мухоловки-пеструшки - 0,68). Пеструшка схватывает подвижных насекомых со стволов, ветвей и земли; перекрывание ее ниши существенно только с горихвосткой (0,70); со всеми остальными видами - 0,6 и ниже.

Большая часть птиц сосняка во время охоты использует все высотные полога более ли менее равномерно (серая мухоловка, хохлатая синица, мухоловка-пеструшка, горихвостка - перекрывание ниш друг с другом 0,79-0,96). Хохлатая синица тяготеет при этом к верхнему положу, мухоловка-пеструшка - к нижнему. Трещотка предпочитает нижние части крон, и за счет этого ее ниша обособляется от ниш хохлатой синицы и зяблика. Зяблик не

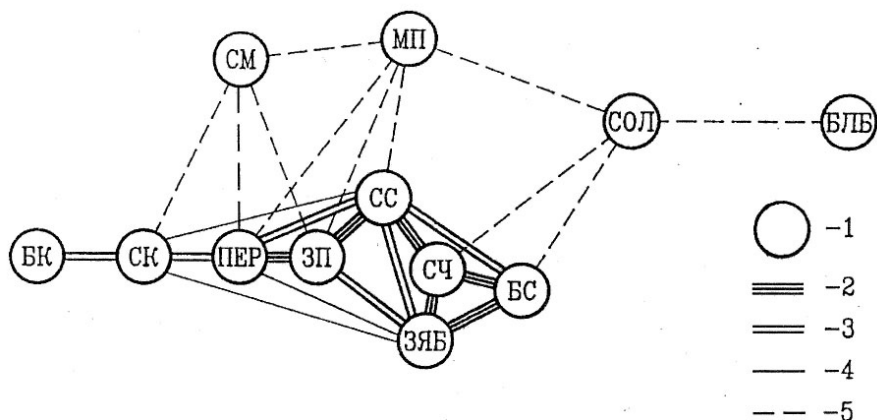


Рис. 15. Схема перекрытия ниш птиц вязово-ольхового леса по оси микроместообитаний

1 — виды: СМ — серая мухоловка, МП — мухоловка-пеструшка, СОЛ — соловей, БЛБ — белобровик, БК — болотная камышевка, СК — садовая камышевка, ПЕР — перемешка, ЗП — зеленая пеночка, СС — садовая славка, СЧ — славка-черноголовка, ЗЯБ — зяблик, БС — большая синица 2—5 — значения перекрытия ниш: 2 — >90%; 3 — 80—89,9%; 4 — 60—79,9%; 5 - 40-59,9%>

использует нижние полога (пространство под кронами), в остальном распределяется равномерно.

Из 6 рассмотренных видов (15 попарных сочетаний) по обеим осям в сосняке значительно перекрываются ниши у 5 пар видов: горихвостка - хохлатая синица, зяблик — хохлатая синица, зяблик — горихвостка, горихвостка — трещотка и горихвостка - мухоловка-пеструшка.

Злаковые луга

Из луговых птиц рассмотрены желтая трясогузка, дубровник и луговой чекан. Представители всех трех видов чаще всего собирают корма в траве, с земли и оснований растений. Чекан, кроме того, ловит насекомых в воздухе, трясогузка и дубровник склеивают с жесткостебельных травянистых растений. Дубровник около трети добычи собирает с ивовых кустов. Пространственная ниша желтой трясогузки существенно перекрывается и с нишей чекана, и с нишей дубровника (соответственно 0,90 и 0,78). Перекрытие ниш дубровника и лугового чекана не так велико - 0,67.

Осоковые болота

На осоковых евтрофных болотах проведены наблюдения за камышевой-барсучком, Камышевой овсянкой и весничкой. Пространственные кормопоисковые ниши этих трех видов практически не перекрываются. Барсучок охотится в толще осоковой заросли, склеивая беспозвоночных с листьев и стеблей; камышевая овсянка — на земле в основании кустов ивы или на обсохших участках, лишенных растительности; весничка - на ветвях ивы.

Таким образом, у целого ряда видов, обитающих совместно в одном

биотопе, пространственные ниши в период гнездования (июнь - начало июля) существенно перекрываются. В вязово-ольховом лесу из 12 видов (66 попарных сочетаний) значительное перекрытие отмечено для 14 пар (21% случаев); в сосняке - из 15 попарных сочетаний в 5 (33%). В лугах пространственные ниши значительно перекрываются в трех случаях при трех рассмотренных видах; только на осоковых болотах ниши всех видов оказались разделены.

Среди видов, находящихся в своем биотопическом оптимуме, отмечено 5 случаев сильного перекрытия пространственных ниш. Это следующие пары: в ольшанике - соловей-белобровик, мухоловка-пеструшка-соловей, большая синица—садовая славка; в сосняке — горихвостка-лысушка—хохлатая синица; в лугах — дубровник-желтая трясогузка. Две из трех пар ольшаника существенно различаются по составу корма. В третьей паре — большая синица потребляет массовый корм, не требующий использования характерного “синичьего” способа охоты. Для видов других биотопов состав корма не изучен. Однако по данным, известным из Ленинградской области (Мальчевский Пукинский, 1983), можно заключить, что состав корма птенцов горихвостки и хохлатой синицы различается примерно наполовину. Так, горихвостка приносит птенцам в основном гусениц и личинок пилильщиков, взрослых бабочек и мух, иногда также стрекоз и крупных муравьев; хохлатая синица — пауков, гусениц и бабочек (28, 24, 20%), реже жуков и семена (16 и 11%). Но, учитывая очень большую биотопическую изменчивость состава корма у воробьиных (Иноземцев, 1978), судить по этим данным о питании птенцов в одном местообитании рискованно. Однако надо отметить, что способы охоты видов, входящих в пары, настолько различны, что потреблять одни и те же корма как основные птицы могут, только если эти корма легко доступные и массовые.

Почти половина случаев значительного перекрытия пространственных ниш приходится на пары видов с разными биотопическими оптимумами. Такие виды не различаются и по составу корма (пример - садовая славка и Черноголовка, серая мухоловка и мухоловка-пеструшка в ольшанике). Часто совпадает с нишами других видов и ниша зяблика. Так, из 16 сочетаний, включающих зяблика, в 6 (38%) разделения по пространственным осям нет. В 4 из них, где проведен анализ корма, нет разделения и по его составу.

Таким образом, ниши видов, обитающих совместно в одном местообитании, даже в гнездовой период разделены далеко не во всех случаях. Для видов, сосуществующих в оптимальном для них биотопе, возможно как разделение, так и совпадение пространственных ниш. В последнем случае для видов специфичны разные кормовые объекты. Но основу питания могут составлять не они, а массовые легкодоступные корма, потребляемые совместно. Такие примеры мы наблюдали в вязово-ольховом лесу. При этом видимо, не используются видовые специализированные стратегии кормодобывания. Они как бы “остаются про запас” и, вероятно, становятся основными в критические сезонные, погодные или другие периоды, когда

Таблица 31. ВИДЫ ПТИЦ ВЯЗОВО-ОЛЬХОВОГО ЛЕСА, НИШИ КОТОРЫХ ЗНАЧИТЕЛЬНО ПЕРЕКРЫВАЮТСЯ ПО ДВУМ ИЛИ ТРЕМ ОСЯМ

I Пары видов	Значения перекрытия ниш		
	Распределение по микростациям	Вертикальное распределение	Состав корма птенцов
Одна жизненная форма			
Пересмешка-зеленая пеночка	0,99	0,87	-
Садовая славка-черноголовка	0,91	0,82	0,89
Болотная и садовая камышевки	0,81	0,95	-
Разные жизненные формы			
Мухоловка-пеструшка-серая мухоловка	0,49	0,89	0,90
Зеленая пеночка-большая синица	0,66	0,77	-
Зеленая пеночка-зяблик	0,84	0,83	-
Садовая славка-большая синица	0,86	0,79	0,97
Садовая славка-зяблик	0,82	0,99	0,99
Черноголовка-большая синица	0,99	0,72	0,79
Черноголовка-зяблик	0,82	0,99	0,85
Зяблик-большая синица	0,92	0,84	0,99
Мухоловка-пеструшка-соловей	0,59	0,87	0,73
Соловей-белобровик	0,59	0,94	0,1
Пересмешка-серая мухоловка	0,55	0,49	0,56
Среднее для всех пар значение перекрытия ниш	0,47	0,67	-

обилие или доступность корма снижаются. Ниши сосуществующих в одном местообитании видов с разными биотопическими оптимумами могут совпадать постоянно, как по пространственным осям, так и по составу корма. Часто нет разделения экологического пространства также между зяблями и другими видами, в том числе и стенотопными "хозяевами" местообитания. Вероятно, это возможно потому, что зяблик, не связанный специализированными формами кормового поведения, потребляет только легкодоступные корма, находящиеся в изобилии.

Можно заключить, что картина разделения пространственных ниш

видов, описанная нами выше, дает птицам только потенциальную возможность разделения пищевых ресурсов. Однако реализуется эта возможность не постоянно, а, видимо, только в отдельные периоды недостатка ресурсов - в определенные сезоны, при ухудшении погоды и т.п.

Таким образом, анализ сведений о макро- и микростациональном распределении воробьиных птиц Приунженской низменности показывает следующее. Виды, использующие сходные места и способы охоты (в значительном числе случаев это родственные виды) по большей части предпочитают различные макроместообитания. Одни и те же биотопы предпочитают виды, относящиеся к разным жизненным формам. Они характеризуются различными видоспецифичными стратегиями кормового поведения, и могут разделить пищевые ресурсы, если будут строго придерживаться этих стратегий. Однако сравнение мест охоты и состава корма птенцов показало, что такое разделение присутствует не постоянно, а, вероятнее всего, только в отдельные лимитирующие периоды. В остальное время представители разных видов могут держаться в одних и тех же микростациях и выкармливать птенцов одинаковым массовым кормом.

Глава 4

ЭКОЛОГИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И МЕХАНИЗМЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Биотопическое распределение видов подчиняется закону Либиха, согласно которому вид не может жить там, где недостаточно хотя бы одного из необходимых для него ресурсов. Для птиц можно выделить кормовые, защитные и гнездопригодные ресурсы местообитаний. Согласно представлениям Д.Лэка (Lack, 1971), основную роль играют кормовые условия: корм служит источником энергии, зависимость от которой в ходе адаптации никогда не может быть “снята”, в то время как к остальным условиям при известных энергозатратах можно приспособиться.

Для большинства видов воробьиных птиц, кроме дуплогнездников, гнездопригодные и защитные ресурсы, как правило, имеются в избытке. В предыдущих разделах показано, что ценотический ареал видов одной жизненной формы в совокупности определяется обычно распространением кормовых поверхностей и условий, в которых возможно применение типичной для этой жизненной формы стратегии кормодобывания. Это соответствует определенным структурным и физиономическим типам растительности. Однако, в пределах района работ, как правило, встречается несколько видов, относящихся к одной жизненной форме. Будучи в общих чертах похожими друг на друга по своей экологии, эти виды приспособлены к обитанию в разных растительных сообществах.

Получить ответ на простой, на первый взгляд, вопрос, почему вид живет в одних биотопах и не заселяет другие, соседние, на самом деле обычно чрезвычайно сложно. Мы попытались сделать это на примере нескольких модельных видов: мухоловки-пеструшки, пеночек - тень-ковки, трещотки, веснички и зеленой, и зяблика. Методом анализа служило сравнение экологических особенностей видов в различных по благоприятности биотопах: оптимальных, субоптимальных, пессимальных.

Мухоловка-пеструшка

Известно, что численность мухоловки-пеструшки в первую очередь ограничивается количеством дупел. Путем развески искусственных гнездовий удается увеличить численность мухоловки в несколько раз.

В районе работ до развески дуплянок больше всего мухоловок-пеструшек гнездились в высокотравных лиственных и смешанных лесах; в заболоченных сосняках и суходольных (мохово-кустарничковых и кустарничково-разнотравных) смешанных лесах обилие было ниже, в сухих сосняках и ельниках мухоловок практически не было. Данные учета дупел не подтвердили предположение о прямой зависимости численности мухоловок от их количества. Различия между биотопами по числу дупел оказались невелики, а меньше всего их отмечено в высокотравном вязово-ольховом

лесу — одном из предпочитаемых биотопов мухоловки-пеструшки (табл. 32). Правда, среди обследованных местообитаний в ольшаннике оказалось больше всего дупел, расположенных низко — ниже 5 м. В двух других местообитаниях дупла чаще находились выше 5 м. Во время охоты мухоловки-пеструшки, как показали наблюдения, предпочитают обычно нижние ярусы леса. Искусственные гнездовья, которые активно заселялись мухоловками, были развешены на высоте 1,5-2,5 м. Таким образом, в районе работ при недостатке мест гнездования на численность мухоловок-пеструшек решающее влияние, по-видимому, оказывает обилие дупел в нижнем ярусе леса, а не общее их число.

Развеска дуплянок не только вызвала увеличение численности пеструшек, но и изменила картину их биотопического распределения. Больше всего дуплянок оказалось заселено в вязово-ольховом лесу и сухом сосняке (табл. 33). В суходольных смешанных лесах, пойменных смешанных лесах и ельниках использование дуплянок было минимальным. Такое соотношение заселения биотопов сохраняется в ходе многолетней динамики численности мухоловки-пеструшки (рис. 16). Таким образом, снятие ограничения по числу мест, пригодных для устройства гнезда, вызвало сдвиг биотопического максимума численности. Мы предположили, что изменившаяся картина биотопического распределения отразила различную благоприятность трофических условий местообитаний мухоловки-пеструшки. Для того, чтобы это проверить, мы попытались оценить успешность размножения мухоловок в разных биотопах и влияние на него особенностей кормодобывания и питания.

Данные, характеризующие успешность размножения мухоловки-пеструшки, показывают, что наиболее благоприятным для нее местообитанием и после развески дуплянок остается влажнотравный вязово-ольховый лес. Сосняки немного ему уступают, а смешанные леса, включая и пойменные, и ельники оказываются пессимальными. Число яиц в кладке в ольшаннике в среднем достоверно больше, чем в остальных лесах (табл. 33, 34). Различия между сосновыми и смешанными и еловыми лесами по этому показателю незначительны. Однако их постоянство в ходе многолетней динамики позволяет считать эту разницу закономерной (рис. 17). Средний размер выводка перед вылетом уменьшается в ряду ольшанники — сосняки - смешанные и еловые леса. Вылупление птенцов в гнездах из смешанных и еловых лесов происходит позднее, чем в ольховых и сосновых (рис. 18) и более растянуто во времени. Сосняки по этому показателю также уступают вязово-ольховым лесам: птенцы здесь обычно вылупляются в среднем на 2-3 дня позже, чем в ольшанниках (в смешанных и еловых лесах — на 3-6 дней позже). Растянутасть сроков вылупления (выраженная в удвоенном среднем квадратическом отклонении от среднего времени вылупления) составляет в ольшаннике 7 дней, в сосняках - 9, в смешанных и еловых лесах - 9,5 дней. Наблюдения показывают, что продолжительность периода яйцекладки определяется числом яиц и не зависит от биотопа. Различия в сроках насиживания не прослеживаются (в ольшанниках —

13,4± 0,82 дней, в сосняках — 12,8± 1,12 дней, в смешанных и еловых лесах — 13,7±0,46 дней). Следовательно, различия в сроках вылупления птенцов отражают в первую очередь разницу во времени начала кладки.

Раннее начало размножения, больший размер кладки у мухоловки-пеструшки в лиственных лесах по сравнению с хвойными отмечен и в других регионах — в Удмуртии (Зубцовский и др., 1981), в Швеции (Geselius a.at., 1984). Проанализируем причины биотопических различий в размножении мухоловки-пеструшки.

Размер кладок и сроки размножения мухоловки-пеструшки тесно взаимосвязаны. С похолоданием климата при географическом сравнении (Jarvinen, Linden, 1980), в горах (Ginenz; Sendin, 1987), при биотопических различиях (под влиянием поздно освобождающегося ото льда водоема) (Jarvinen, 1984) размножение начинается позднее, число яиц в кладках уменьшается. Наши данные показывают, что в годы с ранним размножением кладки обычно крупнее, чем при позднем его начале (рис. 19). Увеличение кладок при раннем размножении в особенно теплое лето отмечено также в Финской Лапландии (Jarvinen, 1982). От оптимального к пессимальному биотопу сроки размножения сдвигаются на более поздние, размер кладок уменьшается. Отчасти это может быть связано и с микроклиматом: так, среди рассмотренных биотопов ельники - наиболее холодные, снег в них сходит позднее, чем в остальных лесах. Именно здесь отмечены наименьшие кладки и позднее размножение. Однако, микроклимат не объясняет различий в размножении мухоловки-пеструшки между вязово-ольховыми, сосновыми и смешанными лесами.

Исследования в Швеции показали, что среди мухоловок-пеструшек, гнездящихся в лиственном лесу, больше крупных старых особей; в хвойном лесу значимо больше первородков (Geselius a. at., 1984). Известно, что более старые, размножавшиеся прежде самки раньше приступают к гнездованию и имеют большую величину кладки (Лихачев, 1966; Анорова, 1984; Harvey a. at., 1984, 1985). По-видимому, от вязово-ольховых лесов к смешанным и еловым участие в размножении взрослых, повторно гнездящихся птиц уменьшается. Это может быть связано с повышенной смертностью гнездящихся птиц из-за высоких энергозатрат на размножение в пессимальных биотопах. Известно также, что успешно гнездившиеся птицы с большей вероятностью возвращаются на прежнее место гнездования, чем потерпевшие неудачу. Возможно также конкурентное вытеснение молодых из оптимальных местообитаний. Последнее предположение вызывает два возражения. Во-первых, в случае конкуренции за гнездование в оптимальном биотопе при снижении численности птицы должны были бы в первую очередь исчезнуть из местообитаний с пессимальными условиями. В ходе изменений численности мухоловки-пеструшки по годам этого не наблюдается. Во-вторых, даже в наиболее благоприятном ольхововязовом лесу часть искусственных гнездовий ежегодно остается пустой, что вызывает ощущение отсутствия полного насыщения среды птицами. Какой-либо закономерности в избегании-предпочтении большинства дуплянок в вязо-

во-ольховом лесу (в отличие от смешанного) нет; отсутствие гнездящихся птиц не объясняется свойствами дуплянки или территории вокруг нее. Не связано оно и с перенасыщенностью биотопа дуплянками, т.к. расстояние между ближайшими из них (не менее 70 м) соответствовало среднему диаметру гнездовой территории мухоловок-пеструшек.

Основной причиной более раннего размножения и больших размеров кладки в оптимальном биотопе, видимо, является прямое влияние кормовых условий (Askenmo, 1982). Так, известно, что основное количество протеинов, используемых организмом самки в ходе формирования яиц, птицы получают из пищи (Ojanen, 1983). Ухудшение условий приводит к уменьшению последнего яйца в кладках мухоловок-пеструшек; при этом реализуется стратегия уменьшения кладки (Jarvinen, 1986). Опыт с подкормкой синиц во время яйцекладки в природе показал, что пары, получавшие дополнительную пищу, имели больше яиц и более высокую успешность размножения (Clamens, 1987). По-видимому, мухоловки, прилетевшие весной в оптимальные местообитания, успевают раньше откормиться после миграции и отложить больше яиц благодаря тому, что кормодобывание здесь эффективнее и требует меньшей затраты сил, чем в пессимальных биотопах.

Хищничество в районе работ очень редко служит причиной гибели гнезд мухоловки-пеструшки. Всего за время наблюдений были разорены 6 гнезд, из них 3 — большим пестрым дятлом. Как правило, гибнет только часть кладки - на стадии яиц (1/2 - 2/3 всех случаев гибели) или птенцов. Многолетние исследования в Волжско-Камском заповеднике показали, что эмбриональная гибель в популяции мухоловки-пеструшки снижает-

Таблица 32. СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛА ДУПЕЛ И ЧИСЛЕННОСТИ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В РАЗНЫХ БИОТОПАХ

	Вязово-ольховый лес	Сосняки сухие и заболоченные	Суходольный смешанный лес
Число дупел/10 га на высоте 0 - 5 м	11	2	5
5,1 - 10м	1	16	5
более 10 м	2	4	7
Всего	14	22	17
Численность мухоловки-пеструшки до развески дуплянок, пар/10 га	0,48	0,10	0.17
Доля заселенных дуплянок в среднем за 1981-1990 г.	68%	63%	33%

Таблица 33. ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕР КЛАДОК МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В РАЗНЫХ ЛЕСАХ (все показатели, кроме первого, рассчитаны в среднем за 4-9 лет в период с 1981 по 1990 г.)

Местообитание	Численность, пар/Юга		Доля заселенных дуплянок, %	Средний размер полной кладки
	до развески дуплянок	после развески дуплянок		
Вязово-ольховый лес	0,48	9,0	68	6,66 ±0,14
Сосняк сухой	0	9,1	69	6,31 ±0,12
Сосняк заболоченный	0,20	5,2	47	6,23 ±0,10
Пойменный смешанный лес	0,38	2,3	27	5,67 ±0,31
Суходольный смешанный лес	0,17	4,6	33	6,20 ±0,14
Ельник	0,07	2,1	18	6,29±0,25

Таблица 34. УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В РАЗНЫХ БИОТОПАХ (в среднем за 1982-1989 г.)

Показатели размножения	Вязово-ольховые леса	Сосняки разные (в сумме)	Лиственно-еловые и еловые леса (в сумме)
Средний размер кладки	6,70 ±0,15	6,28 ±0,11	6,16 ±0,15
Средний размер выводка перед вылетом	5,55 ±0,24	5,08 ±0,31	3,94±0,48
Гибель яиц и птенцов, %: в среднем	18	19	36
пределы колебаний по годам	10-32	5-44	9-65
Гибель яиц, %	11	13	20
Гибель птенцов, %	7	5	16
Число брошенных кладок, %	2	7	13
Число разоренных гнезд, %	1	2	5
Число гнезд, в которых отмечена гибель: яиц	23	22	30
птенцов	16	9	15
Всего прослежено кладок	106	127	61

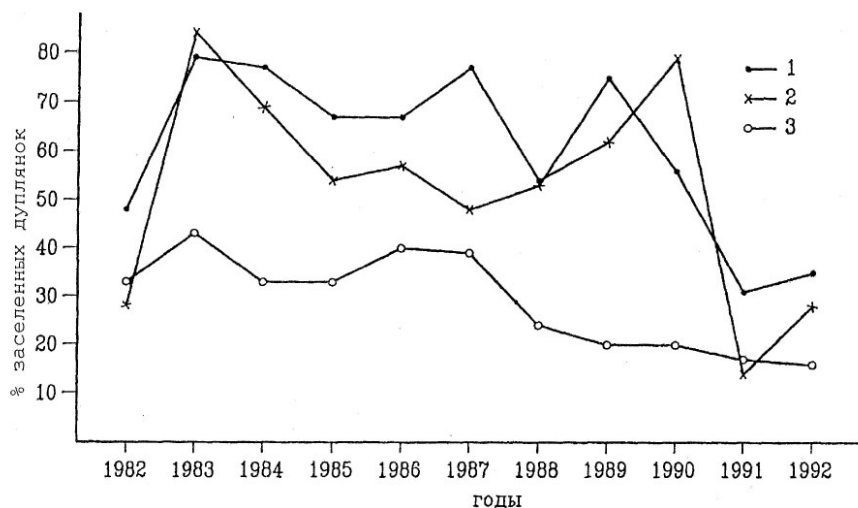


Рис. 16. Многолетняя динамика численности мухоловок-пеструшек, гнездящихся в дуплянках (% заселения дуплянок)
 1 — вязово-ольховые леса, 2 - сосняки, 3 — лиственно-еловые и еловые леса

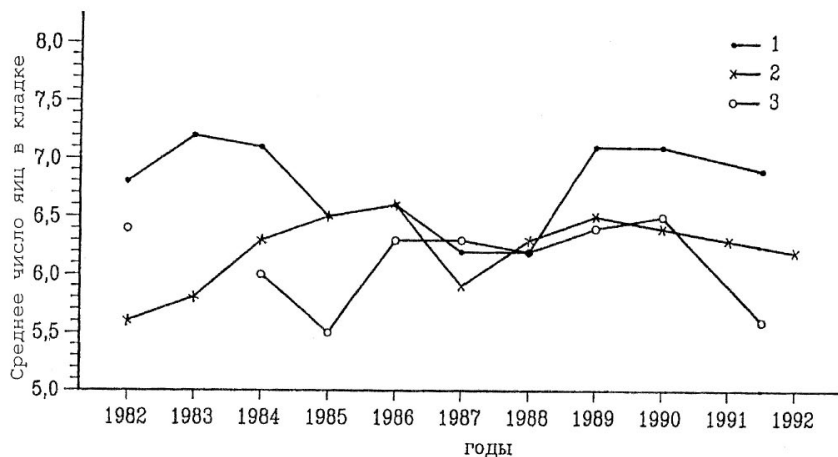


Рис. 17. Многолетняя динамика размеров полной кладки мухоловки-пеструшки.
 1 — вязово-ольховые леса, 2 — сосняки, 3 — лиственно-еловые и еловые леса. Данные за 1991 и 1992 г. объединены, т.к. из-за низкой численности птиц прослежено недостаточное для раздельного анализа число кладок

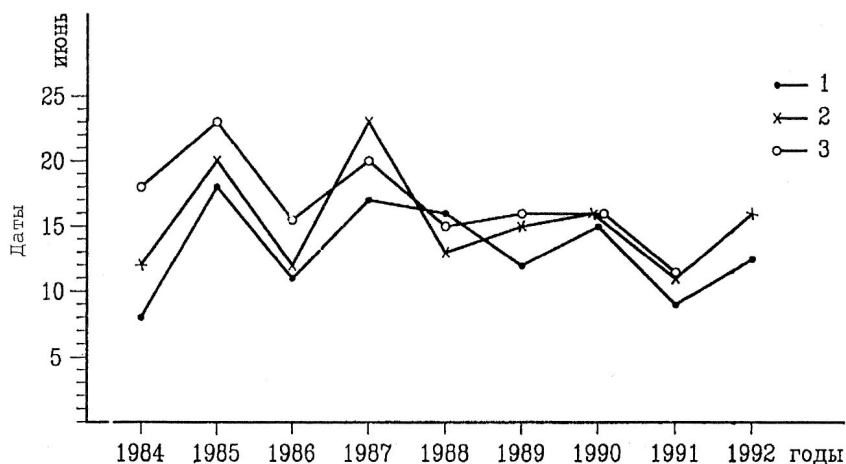


Рис. 18. Средние сроки вылупления птенцов мухоловки-пеструшки в разные годы. 1 - вязыво-ольховые леса, 2 - сосняки, 3 - лиственно-еловые и еловые леса

ся с уменьшением численности и достигает минимума в годы депрессии (Морозкин, Капитонов, 1990). Предполагается, что синхронные изменения эмбриональной гибели и численности свидетельствует об интенсификации отбора на стадии спада численности. В период депрессии популяция состоит преимущественно из особей с высокой жизненностью, что и обуславливает низкую эмбриональную гибель. Продолжая это рассуждение, можно предположить, что биотопические различия эмбриональной смертности также связаны с жизнеспособностью птиц, т.е. имеют генетические причины. Однако, никаких подтверждений этой гипотезы мы не находим. С другой стороны, известно, что повышенный отход яиц в пессимальных биотопах может объясняться гибелью последних яиц в кладке, которая, в свою очередь, вызывается недостаточным питанием самок в период яйцекладки. При неблагоприятных условиях последние яйца в кладках мухоловок-пеструшек оказываются мельче остальных (Jarvinen, 1986). За счет их гибели может осуществляться регуляция размера выводка в зависимости от кормовых условий.

Полученные данные позволяют с высокой вероятностью предполагать, что различия в размере кладки, сроках начала размножения и гибели яиц мухоловки-пеструшки зависят от трофической ситуации, складывающейся в разных биотопах. Обилие и доступность корма влияют на эти показатели размножения отчасти напрямую, отчасти через изменение возрастного состава. С одной стороны, там, где охота успешнее, самки оказываются способны отложить больше полноценных яиц. С другой стороны, чем успешнее размножение и меньше энергозатраты на него, тем больше взрослых птиц возвращается на гнездование в данный биотоп. А чем больше доля взрослых птиц, тем больше кладки, раньше начало размножения и меньше

отход яиц.

О причинах гибели яиц мы можем лишь высказывать предположения. Относительно птенцов удалось собрать ряд факторов, свидетельствующих в пользу того, что основной причиной их гибели является недостаток корма. В сосновых, еловых и смешанных лесах более 70% погибших птенцов относились к возрастным группам старше 8 дней. В это время потребности птенцов в корме особенно велики. По-видимому, большая часть птенцов гибнет непосредственно перед вылетом или уже после того, как часть выводка покидает гнездо. Несколько раз мы встречали 1—3 птенцов, оставшихся в гнезде после того, как остальные слетели, и позже находили их мертвыми. Взвешивание, сочетавшееся с индивидуальным мечением, показало, что перед гибелью птенцы отстают в росте от своих братьев и сестер, которые позже успешно вылетают. Таким образом, гибнут в основном птенцы, которые отстали в росте и не могут вылететь вместе с основной частью выводка.

Другой пример зависимости выживания птенцов от обилия корма можно наблюдать при критическом ухудшении погодных условий. Снижение успешности размножения воробьиных птиц из-за дождливой, холодной погоды, замедление роста птенцов, их повышенная смертность отмечена многими исследователями (Metzmacher, 1982; Moreno, 1989; Sorensen

a.at., 1990 и др.). Alatalo, Lunberg (1984), изучая зависимость успешности размножения мухоловки-пеструшки от плотности, заметили, что конкуренция между особями за пищу становится существенной в периоды резкого ухудшения погоды; это приводит к небольшому уменьшению выживаемости птенцов, их размеров и массы перед вылетом.

Мы наблюдали массовую гибель птенцов от

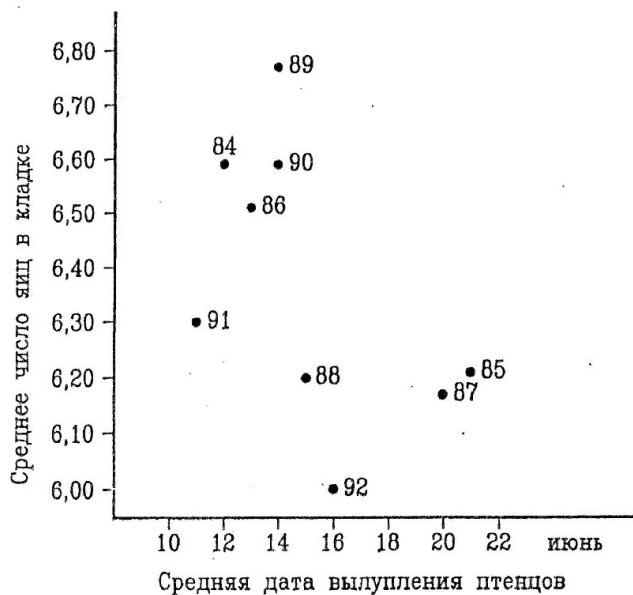


Рис. 19. Соотношение сроков размножения и размера кладок мухоловки-пеструшки в разные годы. Цифры у точек - два последних знака года наблюдений

недокорма летом 1987 г. Несколько дней во второй половине июня в этом году были очень холодными и влажными: температура опустилась ниже десяти градусов при почти непрерывном дожде. В это время у большинства мухоловок-пеструшек были уже взрослые птенцы. За холодные дни погибли выводки, которые кормили одиночные самки (всего таких выводков было 6), лишь в одном из них уцелели два птенца. Одна такая самка (из смешанного леса) за которой проводилось суточное наблюдение, снизила число прилетов с кормом, приходящееся на одного птенца в час, с 2 до 0,9. К вечеру, когда активность голодных и замерзших птенцов упала, самка вообще перестала их кормить и бросила выводок. В эти же дни в сосняках в 2 выводках примерно такого же возраста, но с парами родителей, на 1 птенца приходилось 3,7-4,3 прилета с кормом в час - почти в два раза больше, чем в нормальную погоду. Из этих гнезд птенцы успешно вылетели. Опасность гибели в холодную погоду грозит в основном уже большим птенцам: маленьких, до недельного возраста, согревают взрослые птицы.

Известно, что отсутствие-присутствие самца - один из наиболее важных факторов, влияющих на успешность выкармливания птенцов мухоловки-пеструшки (Virolainen, 1984; Gjershaug, Jarvi, 1989). Число прилетов родителей с кормом, видимо, регулируется потребностями птенцов; так, на примере пеночки-веснички показано, что одиночные родители кормят птенцов почти так же часто, как пары (Ильина, 1990). При снижении температуры одиночные птицы не справляются с удовлетворением увеличившейся потребности птенцов в корме, что и приводит к гибели последних.

Закономерные биотопические различия обнаруживаются также в скорости роста птенцов мухоловки-пеструшки, их массе перед вылетом и времени нахождения в гнезде. Первые два показателя уменьшаются от оптимальных местообитаний к пессимальным, третий в пессимуме в среднем больше (табл. 35). Масса птенцов мухоловки-пеструшки быстро увеличивается в возрасте 1 — 9 дней (рис. 20 д); от 9 до 14 дней скорость роста значительно меньше; после двух недель, если птенцы задерживаются в гнезде, они почти не растут и могут даже потерять в весе. Кривые зависимости скорости роста птенцов от их возраста меняются по годам (табл. 36; рис. 20 а — г). Если в начале пребывания в гнезде птенцы растут быстро - в конце скорость роста оказывается ниже средней многолетней, и наоборот, если вначале рост был медленным, то в возрасте старше недели птенцы могут активно добирать вес. В неблагоприятные годы, когда птенцы не успевают вырасти за две недели, удлиняется срок их нахождения в гнезде. Изменения в ходе роста птенцов по годам сходны в различных биотопах; это позволяет предполагать, что они определяются погодными условиями.

По-видимому, годовые и биотопические различия в скорости роста птенцов мухоловки-пеструшки зависят от того, насколько родители могут обеспечить их полноценными кормами, учитывая, что потребности в корме меняются в зависимости от погоды. Известно, что спектр питания птенцов мухоловки-пеструшки очень сильно различается в разных местообитаниях (Иноземцев, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1983 и др.). В ольшаннике

мухоловки приносят птенцам преимущественно мягких личинок (в основном пилильщиков), а также мух и комаров (табл. 37). В сосняке около трети корма составляют пауки, часто встречаются также перепончатокрылые и жуки. В еловых и смешанных лесах около половины корма птенцов составили комары, много также жуков, клопов и муравьев. В смешанных лесах и ельниках мухоловки приносят корм птенцам немного чаще, чем в ольшаниках и сосняках; по-видимому, это связано с тем, что кормовые объекты в еловых и смешанных лесах в среднем мельче.

Результаты анализа состава корма птенцов мухоловки-пеструшки в районе работ согласуются с данными о ходе их роста. В вязово-ольховом лесу птенцы обеспечены полноценным кормом с момента вылупления. До 8-9 дней скорость их роста высока и обычно постоянна, затем снижается по физиологическим причинам (рис. 20 д); из гнезд птенцы вылетают рано. В сосновых, смешанных и еловых лесах маленькие птенцы обычно растут сравнительно медленно. Поскольку корма в это время им нужно мало, вряд ли его не хватает по количеству, скорее он недостаточно полноценен для маленьких птенцов. После 5 дней скорость роста увеличивается: птенцы начинают усваивать более крупные и грубые объекты. В сосняках количество корма достаточно для старших птенцов; скорость их роста остается высокой (выше, чем в ольшанике) до вылета, который происходит сравнительно рано. В смешанных и еловых лесах птенцы старше 9 дней начинают испытывать недостаток корма; их рост замедляется, вылет из гнезд по сравнению с другими биотопами задерживается. Снижается также вес птенцов перед вылетом из гнезд.

Таким образом, основной причиной биотопических различий в успешности размножения мухоловки-пеструшки является обилие и полноценность доступного корма. Наиболее благоприятная трофическая ситуация для нее складывается в вязово-ольховых лесах, худшая — в смешанных и еловых, сосновые леса занимают среднее положение. Хорошие кормовые условия в вязово-ольховых лесах легко объяснимы: это одно из наиболее продуктивных растительных сообществ района работ, и численность беспозвоночных здесь очень высокая. В то же время сухие лишайниково-зеленомошные и багульниковые сосняки, где проводились наблюдения за мухоловкой, относятся к числу самых бедных фитоценозов и существенно уступают по продуктивности смешанным и еловым лесам. Разная пригодность этих лесов для мухоловки-пеструшки объясняется различиями в доступности корма.

В вязово-ольховых лесах пространство, используемое мухоловкой-пеструшкой при кормодобывании, минимально. Площадь, обследуемая при сборе корма, по усредненным данным двухчасовых наблюдений за разными парами составила $0,09 \pm 0,01$ 5 га. Птицы охотятся только в нижних пологах леса, на высоте до 6 м (см. рис. 9). Характерная для мухоловки-пеструшки изменчивость высоты и места сбора корма в зависимости от погоды (Осмоловская, Формозов, 1950) в вязово-ольховых лесах совершенно не выражена. В сосняках мухоловки-пеструшки во время охоты, в сосняках за

Таблица 35. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В РАЗНЫХ БИОТОПАХ

	Вязово- ольховые леса	Сосняки	Смешанные леса
Средняя скорость роста птенцов в возрасте 1 - 8 дней, г/сутки Вес птенцов за 0,5 - 2 дня до вылета, г Время нахождения в гнезде, сутки	1,46 ± 0,02 ± 0,17 ± 0,28	1,39 ± 0,03 14,0 ± 0,16 14,1 ± 0,17	1,36 ± 0,03 13,7 ± 0,15 15,0 ± 0,34
Всего прослежено птенцов	200	183	114
Интенсивность кормления птенцов в возрасте 7-12 дней*	1,8 ± 0,3	2,0 ± 0,4	2,6 ± 0,2
Число суточных наблюдений**	5	3	9

*Число прилетов родителей с кормом в расчете на одного птенца в час (по данным суточных наблюдений)

** Число суточных наблюдений соответствует числу прослеженных выводков; наблюдения велись в течение "рабочего" времени взрослых птиц (с 4 до 22 часов); холодные и дождливые дни в расчет не приняты.

счет этого в 3—4 раза больше, чем в вязово-ольховых лесах. В смешанных и еловых лесах кормовое пространство почти такое же, как в вязово-ольховых. Площадь кормовой территории составила $0,15 \pm 0,04$ га; обследуются преимущественно нижние пологи леса, до 6 м. Однако, если в вязово-ольховом лесу из-за обилия ресурсов достаточно небольшого кормового пространства, то в смешанных и еловых лесах мухоловки, по-видимому, не могут использовать большее пространство из-за особенностей структуры растительности, несмотря на ограниченность ресурсов.

Набор микростадий и способов охоты мухоловки-пеструшки мало изменяется по биотопам (табл. 15, 38). Характерный для нее способ охоты бросками на субстрат с приезды может быть применен в нижних ярусах любого леса, если там нет густого подроста и подлеска, и в кронах елей, которые разрежены и хорошо просматриваются. Внутри крон елей и лиственных деревьев, в особенности берез, использовать такой способ охоты затруднительно. Ловить беспозвоночных в воздухе в верхних ярусах смешанного леса мухоловке-пеструшке также неудобно из-за недостатка присад: концевые ветви елей, берез и осин ей для этой цели не подходят, а сухие и скелетные находятся в основном внутри крон, и их загораживает хвоя и листва. Малая мухоловка, живущая в смешанных и еловых

Таблица 36. СКОРОСТЬ РОСТА ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В РАЗНЫХ БИОТО-
ПАХ

Возраст и показатели скорости роста	Смешанные и еловые леса				Сосняки				Вязово-ольховые леса			
	1987	1988	1989	1990	1987	1988	1989	1990	1987	1988	1989	1990
1-5 дней: средняя ошибка число птенцов	0,98 0,09 27	1,82 0,04 32	1,18 0,07 10	1,27 0,07 55	0,91 0,06 30	1,67 0,18 43	1,14 0,09 8	1,26 0,04 42	1,29 0,10 25	1,89 0,08 51	1,37 0,04 17	1,19 0,06 59
4-9 дней: средняя ошибка число птенцов	1,10 0,07 32	1,26 0,07 42	1,48 0,05 26	1,69 0,04 37	1,46 0,05 40	1,60 0,11 56	1,63 0,05 67	1,36 0,05 51	1,25 0,05 54	1,11 0,05 51	1,29 0,03 80	1,28 0,1 1 57
8-14 дней: средняя ошибка число птенцов	0,60 0,14 19	0,28 0,04 39	0,24 0,08 23	0,30 0,08 39	0,70 0,06 19	0,32 0,03 56	0,70 0,04 80	0,76 0,07 61	0,69 0,06 37	0,38 0,12 25	0,37 0,07 53	0,74 0,07 52
> 12-14 дней: средняя ошибка число птенцов	==	==	==	0,45 0,10 19	==	==	0 0,07 13	0,49 0,09 26	==	==	0,75 0,21 2	0,58 0,20 13

— данные отсутствуют

лесах, «выходит из положения», используя, кроме охоты в нижних ярусах леса, способ, характерный для пеночек — пастьбу и зависание в воздухе у концов ветвей. Мухоловка-пеструшка на такое изменение поведения неспособна, хотя доля пастьбы на концах ветвей в смешанных и еловых лесах у нее немного увеличивается. Росту площади кормовой территории, по-видимому, препятствует густота нижних пологов леса, которая в районе работ является основным фактором, определяющим заселение дуплянок в смешанном лесу.

Известно, что распределение многолетней заселяемости дуплянок в

Таблица 37. СОСТАВ КОРМА ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В РАЗНЫХ БИОТОПАХ, %

Кормовые объекты	Вязово- ольховые леса	Сосняки	Смешанные и еловые леса
Хорошо летающие беспозвоночные:			
имаго двукрылые	42	2	49
---//--- чешуекрылые	1	7	9
---//--- перепончатокрылые	8	17	1
прочие	1	2	7
Всего	52	28	66
Плохо летающие и нелетающие беспозвоночные — "мягкие":			
личинки пилильщиков	20	13	3
гусеницы	2	5	1
прочие личинки	6	0,8	4
пауки	6	35	4
Всего	34	54	12
Плохо летающие и нелетающие беспозвоночные - "жесткие":			
	10	1 6	10
имаго жуки	-	-	10
муравьи	5	0,8	3
прочие	15	17	23
Всего			
Всего рассмотрено кормовых объектов	106	127	138

хвойных лесах существенно отличается от случайного (Askenmo, 1984). Мы рассмотрели частоту заселения дуплянок в течение 4-х последовательных сезонов и выделили предпочитаемые, которые использовались по 3—4 раза, и избегаемые, где птицы гнездились 1 раз или отсутствовали. Анализ растительности в тех и других случаях показал, что все избегаемые дуплянки находились на участках с густым подростом ели, предпочитаемые — там, где подрост и подлесок отсутствовали либо был негустой подлесок из рябины. В верхних ярусах леса желательны участие хотя бы в небольшом количестве лиственных деревьев; в остальном их состав на привлекатель-

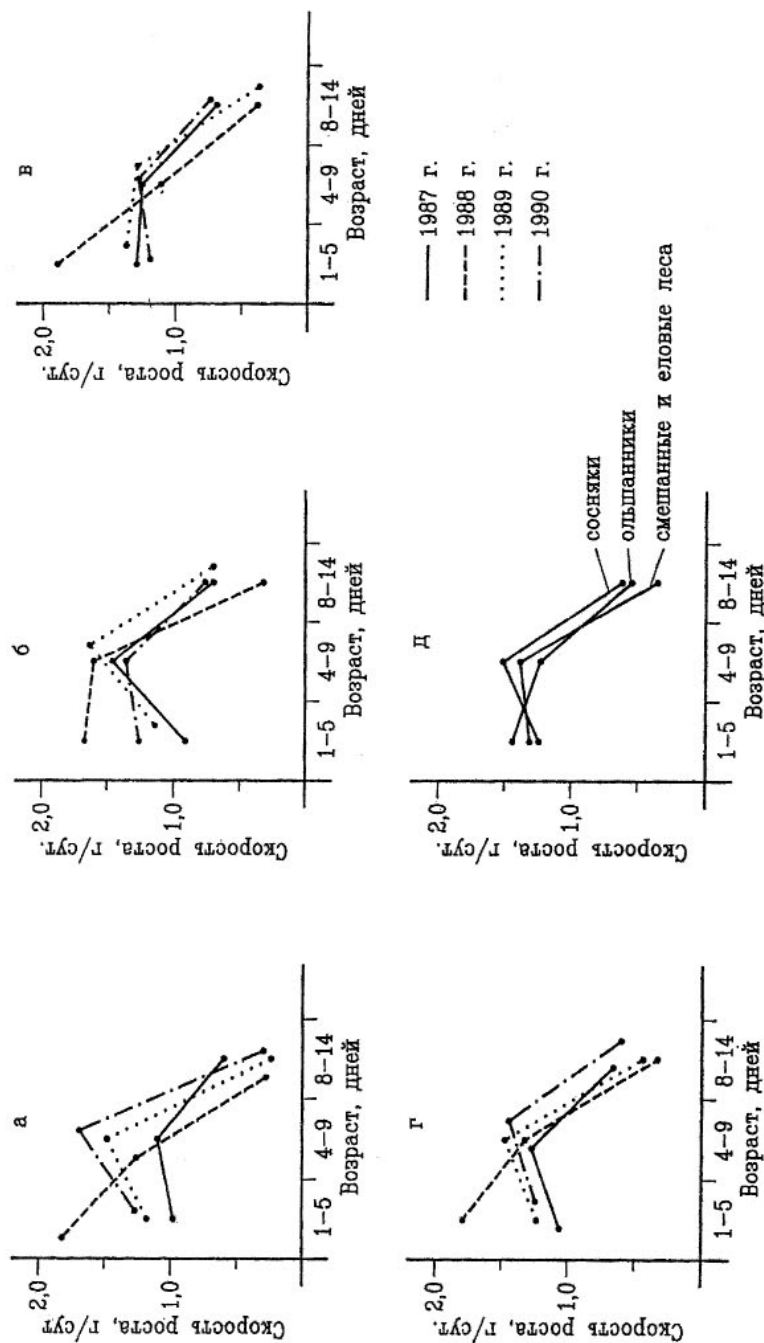


Рис. 20. Скорость роста птенцов мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста.

**Таблица 38. СПОСОБЫ ОХОТЫ МУХ ПЕСТРУШКИ
В РАЗНЫХ БИОТОПАХ**

Приемы кормодобывания	Вязово ольховые леса	Сосняки	Еловые и смешанные леса
Броски на субстрат	75/61	89/78	77/49
Броски в воздух	1 1/12	5/6	10/1 1
Броски с зависанием	0/8	0/0	2/11
Пастыба	14/9	6/16	11/29
Всего регистраций	234/409	157/267	83/410

В наблюдениях, данные которых приведены над чертой, считали число хваток корма во время пастыбы. Под чертой - за одну регистрацию принимали 30 сек. пастыбы (передвижения по субстрату с его осмотром и склевыванием корма). Число специализированных кормовых маневров в обоих случаях оценивали путем прямого подсчета

охотиться типичным для нее способом - бросками на субстрат с присады. Существенные изменения стратегии охоты в зависимости от особенностей среды обитания для этого вида не характерны. С повышением продуктивности требования к структуре растительности снижаются; вероятно, это одна из причин, по которым в более южных районах мухоловка-пеструшка распределена по местообитаниям шире, чем в районе наших исследований (Благосклонов, 1953; Лихачев, 1955; Карпович, 1962).

Кормовые условия в основном определяют успешность размножения. Обилие корма в период гнездостроения и яйцекладки влияет на размер кладок и число погибших яиц. От трофической ситуации в период выкармливания зависит выживание птенцов и, возможно, последующая большая или меньшая гибель родителей (за счет различия энергозатрат на выкармливание). При этом основное значение различия кормовых условий приобретают в тех случаях, когда в период выкармливания птенцов старшего возраста (8-14 дней) происходит значительное ухудшение погоды.

Биотопические различия численности мухоловок-пеструшек в природе определяются в первую очередь обилием подходящих дупел. Различия биотопов по числу дупел маскируют влияние трофической ситуации, которое удается выявить после развески дуплянок.

Механизмы формирования биотопических различий численности и ее общего уровня, меняющегося по годам, существенно отличаются друг от друга. Уровень численности может зависеть как от успешности размножения (Stenning et al., 1988), так и от условий во внегнездовой период (Паевский, 1981) и от перераспределения особей в пределах ареала. Наши

ность участка не влияет.

На основании проведенного анализа механизм формирования биотопических различий численности мухоловки-пеструшки можно в общих чертах представить себе следующим образом. Продуктивность растительности местообитания и ее структурные особенности определяют благоприятность кормовых условий. При этом структура фитоценоза должна позволять мухоловке-пеструшке

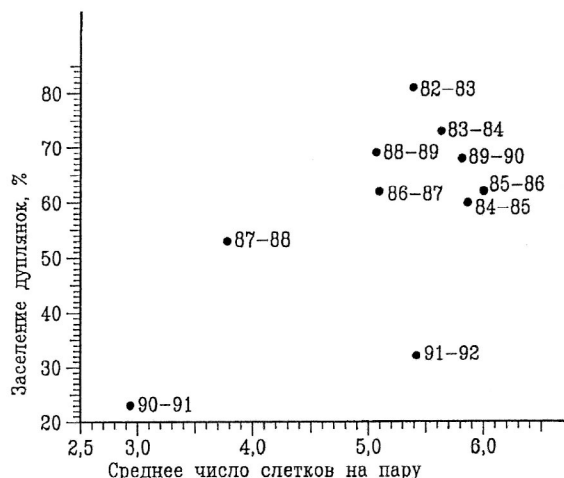


Рис. 21. Соотношение успешности размножения мухоловок-пеструшек и их численности в искусственных гнездовьях на следующий год (по данным вязово-ольховых и сосновых лесов).

Цифры у точек - два последних знака года наблюдения

данные позволяют предполагать зависимость численности от успеха размножения предыдущего года в благоприятных для вида местобитаниях (рис.21). Если же принимать в расчет и гибель птенцов и яиц в пессимальном биотопе, эффект зависимости пропадает.

Пеночки

Распределение видов пеночек по биотопам обнаруживает связь с видовым составом древесного яруса леса, его возрастом и особенностями вертикальной структуры растительно-

сти. В отличие от мухоловки-пеструшки, места для устройства гнезд пеночек, как правило, имеются в избытке и не ограничивают их численность (некоторое исключение, возможно, составляет теньковка, предпочитающая в районе работ гнездиться среди елового подроста и не заселяющая леса, где его нет). Логично предположить, что виды пеночек приспособлены к кормодобыванию на растительности различного типа. Мы рассмотрели с этой точки зрения биотопическое распределение четырех обычных видов пеночек района работ - веснички, трещотки, теньковки и зеленой пеночки.

Все пеночки нуждаются в присутствии на участке обитания лиственных деревьев, хотя бы в виде небольшой примеси. В лесах, полностью лишенных лиственных пород, например в багульниковых сосняках олиготрофной гидросерии, пеночек нет. Но стоит в таком лесу поселиться березе, например, вдоль осушительной канавы, края вырубki или другого места, где почвенные воды стали почему-либо немного богаче, как там появляются поющие самцы веснички. Если же береза появляется в виде подроста под пологом сосны, то в таком лесу селятся трещотки. Во всех лесах, где есть лиственные деревья (а таких в районе работ абсолютное большинство), есть и пеночки.

Оценка выбора древесных пород во время охоты показала, что разные виды пеночек достоверно различаются между собой по их предпочтению ($\% > 18,5$; $p < 0,001$). Два вида - трещотка и зеленая пеночка — предпочитают

лиственные деревья (см. табл. 14), при этом трещотка отдает предпочтение березе, зеленая пеночка одинаково часто встречается на березе и осине, сравнительно охотно использует ольху. Для веснички и теньковки при наблюдениях на участках обитания избирательность древесных пород не выражена.

Чем объясняется различная привлекательность деревьев разных пород? Охота пеночек разных видов в общих чертах сходна: все они держатся в периферических частях крон деревьев, кормятся собиранием, зависают в воздухе у концевых ветвей и делают броски на ветви, реже в воздух. Однако сравнение способов и мест охоты пеночек на деревьях различных пород показывает, что разные виды неодинаково к ним приспособлены.

Успешность охоты пеночек, помимо обилия потенциальных жертв, зависит от удобства передвижения по ветвям и величины поверхности, доступной для обзора и поимки добычи из одной точки. Осина, ольха и рябина обладают сравнительно толстыми и прочными ветвями, по которым легко перемещаться; в то же время из-за редкого расположения ветвей площадь листьев, доступная для одновременного обзора и сбора жертв, невелика. Кроны берез, особенно молодых, образованы более тонкими и гуще расположенными ветвями. Передвижение по их периферическим частям вызывает известные затруднения, но при этом площадь поверхности, которая обследована на единицу длины маршрута, возрастает. Ветви кустарниковых ив, образующих ивняки прирусловых валов (верба, ива трехтычинковая, ива корзиночная), кроме гибкости и густоты, характеризуются преимущественно вертикальным расположением, что также затрудняет передвижение. Значительную сложность представляет перемещение по охвоенным побегам сосны и ели. Длина мутовок сосны невелика, к ним можно подобраться с неохоженных прочных и удобных веток. Наиболее трудна охота на живых ветвях ели, т.к. она требует передвижения по их частям, покрытым хвоей.

Весничка на всех деревьях — как лиственных, так и хвойных - успешно лазает по концевым лиственным и охвоенным ветвям (табл. 39) (для разных пород $\chi^2 = 1,3-14,2$; $p > 0,001$; лишь для осины и ольхи за счет большего использования сухих ветвей $\chi^2 = 44,8-27,2$). На хвойных деревьях и иве кормится в основном путем собирания (табл. 40). На березе, ольхе, осине пользуется также зависанием и бросками на ветки. В целом специализированными способами кормодобыывания пользуется редко, предпочитая собирать корм. Трещотка свободно перемещается по концевым ветвям лиственных деревьев, включая березу, и сосны. Периферические ветви ели для нее менее доступны (с остальными породами значение $\chi^2 = 1,27-80,5$; $p < 0,001$). В целом использование трещотками хвойных деревьев отличается от использования ими лиственных за счет перемещения «центра тяжести» во время охоты на сухие ветви ($\chi^2 = 80,5-178,8$; $p < 0,001$). На лиственных деревьях трещотки кормятся путем собирания добычи,

Таблица 39. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВСТРЕЧ ПЕНОЧЕК ПО ЧАСТЯМ КРОН ДЕРЕВЬЕВ ПРИ ПОИСКЕ И СБОРЕ КОРМА, %

Вид и возраст деревьев	Живые ветви		Сухие ветви
	концевые	скелетные	
Весничка			
Молодая береза	32	61	7
Ива	46	54	-
Взрослая береза	48	51	1
Ольха, осина	34	55	11
Ель	46	52	2
Сосна	33	67	-
Трещотка			
Береза	51	41	8
Осина, рябина	43	52	5
Ель	18	35	47
Сосна	34	32	34
Зеленая пеночка			
Береза	32	64	4
Осина, ольха	56	37	6
Ель, сосна	52	32	16
Теньковка			
Береза	48	45	7
Ель	25	54	21
Сосна	20	32	48

зависания и бросков на ветви. На хвойных, с ухудшением условий передвижения, увеличивается частота зависания и бросков; здесь птицы часто высматривают добычу, передвигаясь по нижним сухим ветвям и схватывают ее путем бросков или с подлета с зависанием с ближайших ветвей. Теньковка на березе кормится на концевых ветвях, так же, как и трещотка ($\chi^2=0,69$; $p>0,05$), лишь немного чаще пользуясь бросками и зависанием. На хвойных деревьях предпочитает собирать корм с сухих ветвей или схватывать его с охвоенных ветвей путем бросков. Зеленая пеночка на осине и ольхе кормится в основном путем собирания с концевых

олиственных ветвей. На хвойных также держится в основном на концах ветвей ($\chi^2=17,7$; $p<0,001$), но частота использования специализированных способов кормодобывания значительно увеличивается. На березе кормится несколько иначе, чем на других породах ($\chi^2=30,6-48,6$; $p<0,001$); передвигается чаще по серединам ветвей, схватывая беспозвоночных с листьев путем бросков и зависания.

Известно, что кормодобывание путем собирания требует значительно меньших затрат энергии, чем броски в воздух и зависание у концов ветвей (Дольник В.Р., Дольник Т.В., 1987). В связи с этим частота использования специализированных способов по отношению ко времени собирания может служить относительным показателем энергетической стоимости кормодобывания на различных древесных породах. Данные, приведенные в табл. 40, показывают, что на избегаемых породах — ели, сосне — трещотка и зеленая пеночка чаще, чем на лиственных деревьях, используют специализированные способы кормодобывания. Виды, не избегающие хвойных

пород — весничка, теньковка — наоборот, чаще охотятся на них путем собирания. При этом они, видимо, компенсируют более низкое обилие потенциальных жертв на хвойных деревьях снижением энергозатрат на поимку одной жертвы.

Детальное хронометрирование кормовой активности трещотки и веснички позволило выявить различия успешности кормодобывания на деревьях разных пород. Больше всего хваток кормовых объектов за двухминутный отрезок времени охоты сделано птицами обоих видов на березе (в среднем $18,6 \pm 3,1$ полусекундных интервала времени схватывания и обработки кормовых объектов по наблюдениям за трещоткой, $18,3 \pm 4,9$ - за весничкой). Весничка почти так же эффективно охотилась на сосне ($15,6 \pm 3,4$) и ольхе ($11,0 \pm 3,2$). Охота трещотки на избегаемых ею породах - сосне и ели - была значительно менее удачной (соответственно $3,0 \pm 0,9$ и $5,0 \pm 2,0$).

Видовые черты кормового поведения пеночек обнаруживают связь с морфологическими особенностями их конечностей и размерами птиц. Исходя из приведенных в работе А.И. Промптова (1956) оценок относительно длины бедра, голени и цевки изученных видов были рассчитаны величины рычагов, принимающих участие в движении птиц по опоре. Соотношение длин бедра и цевки условно характеризует цепкость конечности, голени и цевки - ее подвижность. Оба показателя в семействе славковых увеличиваются от пеночек к славкам с возрастанием способности к перемещению по тонким гибким ветвям и разнообразия совершаемых при этом движений. Среди пеночек максимальными значениями характеризуется трещотка, немного меньшими весничка. Это согласуется с их способностью лазать среди тонких густых ветвей. Несколько меньшая цепкость веснички, видимо, компенсируется ее меньшим весом. Зеленая пеночка и теньковка по пропорциям ног и размерам очень сходны; они мельче двух предыдущих видов, показатели подвижности и цепкости их лапок невелики. В связи с этим они тяготеют к менее гибким реже расположенным ветвям, компенсируя меньшую способность к лазанию большей (в связи с небольшим весом) выгодностью охоты с подлета.

Таким образом, предпочтение определенных древесных пород и возрастных групп деревьев во время поиска и сбора корма связано с высокой добычливостью и (или) низкой энергетической стоимостью охоты на них. Видовой стереотип кормового поведения пеночек в значительной степени обусловлен их морфологией. При этом кормовое поведение контролируется эффективностью охоты птиц.

По использованию элементов растительности во время некармального поведения пеночки также существенно отличаются друг от друга. Это связано с видовыми особенностями демонстрации территории и структуры поселений. Теньковка и зеленая пеночка чаще всего поют в верхней части крон взрослых высоких деревьев. При этом они выбирают места, где, если смотреть сверху древесного полога, существует перепад высот. Как правило, это границы сомкнутого взрослого леса с открытыми пространствами,

Таблица 40. ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ПЕНОЧЕК НА РАЗНЫХ ВИДАХ ДЕРЕВЬЕВ (частота использования специализированных спосов охоты в расчете на 1 мин. поиска и сбора корма)

Вид и возраст дерева	Броски с зависанием	Броски на субстрат	Броски в воздух	Всего бросков	Время кормодобывания, мин.
Весничка					
Молодая береза	1,6	1,4	-	2,0	18,5
Ива	0,4	0,7	0,4	1,5	39,0
Взрослая береза	0,8	1,2	0,01	2,0	82,5
Ольха, осина	1,6	0,3	0,4	2,3	21,5
Ель	0,2	1,0	0,2	1,4	17,5
Сосна	0,4	0,2	0,05	0,65	53,5
Трещотка					
Береза	1,4	1,2	0,3	2,9	81,5
Осина, рябина	1,1	2,2	-	3,3	40,0
Ель	2,2	3,8	1,3	7,3	7,0
Сосна	3,0	1,1	0,2	4,3	29,5
Зеленая пеночка					
Береза	1,1	1,5	0,7	3,3	40,0
Осина, ольха	1,2	0,6	0,1	1,9	21,5
Ель, сосна	0,9	1,2	1,6	3,7	10,5
Теньковка					
Береза	1,9	1,7	0,3	3,9	17,0
Ель	0,4	2,1	0,2	2,7	14,5
Сосна	0,7	0,9	0,2	1,8	13,5

молодняками, угнетенными древостоями болот, поймами и т.п. В таких местах обилие теньковки и зеленой пеночки намного выше, чем в центре выделов (табл. 41). Песни самцов этих видов слышны далеко (так, теньковку человек может обнаружить в лесу на расстоянии до 300 м, на вырубке - до 500). Это позволяет им селиться сравнительно далеко друг от друга, не теряя голосовой связи, и контролировать большие территории (около 0,5 га). Такой характер использования биотопа, по крайней мере у теньковки, видимо, служит приспособлением к условиям коренного темнохвойного леса, где участки взрослого сомкнутого древостоя чередуются с пятнами вывалов на разных стадиях зарастания. Так, наблюдения в темнохвойном лесу заказника "Кологривский лес", расположенного примерно в 100 км от основного района работ и не подвергавшегося рубкам и пожарам не менее 400 лет, показали, что отдельные гнездовые участки теньковки приурочены к вывалам. Эти вывалы площадью в несколько сотен квадратных

Таблица 41. ЧИСЛЕННОСТЬ ПЕНОЧЕК ВДОЛЬ ГРАНИЦ И В ГЛУБИНЕ ВЫДЕЛОВ

Вид и возраст дерева	Броски с зависанием	Броски на субстрат	Броски в воздух	Всего бросков	Время кормодобывания, мин.
Весничка					
Молодая береза	1,6	1,4		2,0	18,5
Ива	0,4	0,7	0,4	1,5	39,0
Взрослая береза	0,8	1,2	0,01	2,0	82,5
Ольха, осина	1,6	0,3	0,4	2,3	21,5
Ель	0,2	1,0	0,2	1,4	17,5
Сосна	0,4	0,2	0,05	0,65	53,5
Трещотка					
Береза	1,4	1,2	0,3	2,9	81,5
Осина, рябина	1,1	2,2	-	3,3	40,0
Ель	2,2	3,8	1,3	7,3	7,0
Сосна	3,0	1,1	0,2	4,3	29,5
Зеленая пеночка					
Береза	1,1	1,5	0,7	3,3	40,0
Осина, ольха	1,2	0,6	0,1	1,9	21,5
Ель, сосна	0,9	1,2	1,6	3,7	10,5
Теньковка					
Береза	1,9	1,7	0,3	3,9	17,0
Ель	0,4	2,1	0,2	2,7	14,5
Сосна	0,7	0,9	0,2	1,8	13,5

метров окружены густым подростом ели с небольшим числом средневозрастных берез и находятся в сотнях метров друг от друга.

Трещотки поют в нижнем ярусе леса, и во время демонстрации территории используют свободное пространство под кронами. Их участки обитания значительно меньше, чем у двух предыдущих видов (0,12-0,19 га) и сгруппированы в плотные полуколониальные поселения. Каждое такое пятно приурочено к достаточно крупному выделу вторичного леса, сформировавшегося на месте сплошной вырубki или гари.

Веснички во время пения обычно придерживаются вершин деревьев; размеры участков у них, как правило, средние между двумя предыдущими вариантами. В отличие от трех остальных пеночек, особенности демонстрации территории весничек не обнаруживают связи с их биотопическим распределением.

Таким образом, особенности кормового поведения, демонстрации участков обитания и структура поселений видов пеночек соответствуют ти-

пам растительности с различным строением крон деревьев и ярусно-стью. Эти особенности растительности в основном определяют биотопическое распределение видов. Так, весничка, предпочитающая кормиться путем собирания в густых древесных и кустарниковых ветвях, выбирает для гнездования биотопы с непрерывным — от поверхности земли до вершин — профилем вертикального распределения густоты листвы. Состав древесных пород безразличен, за исключением необходимости наличия на участке хотя бы единичных лиственных деревьев. Трещотка, в противоположность весничке, заселяет биотопы с наличием свободного от древесного подроста, подлеска, высокотравья пространства под кронами деревьев. В лесах с соответствующей ярусной структурой численность трещотки увеличивается с ростом доли в составе древостоя предпочитаемой видом березы. Биотопическое распределение зеленой пеночки совпадает с распространением взрослых деревьев осины, ольхи и березы, на которых этот вид предпочитает кормиться. Набор местообитаний теньковки охватывает взрослые леса с присутствием хвойных деревьев в верхнем ярусе и с подростом ели.

Биотопические ареалы трех видов пеночек включают, с одной стороны, фитоценозы, заселяемые птицами сплошь, с другой — такие, в которых используется в основном приграничная полоса. Последние могут быть внешне несходными с первыми, но профиль вертикального распределения листвы тех и других выглядит одинаково (рис. 22). Так, гнездовые участки веснички встречаются в молодняках повсюду, а во взрослых лесах приурочены к опушечной полосе; трещотки встречаются в березняках везде, а в кустарничково-зеленомошных сосняках — преимущественно вдоль границ с болотами или сухими гривами (это связано с меньшим развитием в таких местах елового подроста из-за худших условий почвы). Зеленая пеночка сплошь заселяет лиственные леса, а в хвойных держится вдоль границ. Теньковка везде предпочитает экотоны.

Анализ использования элементов среды не объясняет двух особенностей растительности на гнездовых участках пеночек: обязательного присутствия лиственных деревьев, хотя бы в виде примеси, у всех видов, и взрослых хвойных деревьев — у теньковки. В самом деле, какое значение имеет состав древостоя для веснички и теньковки, если ни одной породе во время кормодобывания они не отдают предпочтения? Такой вопрос возникает, скорее всего, потому, что наблюдения за кормовым поведением мы проводили в благоприятное для охоты пеночек время — в хорошую погоду, в июне, когда листва на деревьях уже достаточно выросла. По-видимому, некоторые элементы растительности нужны птицам лишь изредка, в какие-то моменты, которые не всегда удается уловить. Так, теньковки прилетают в район гнездования раньше других пеночек, и занимают будущие гнездовые территории за 1-1,5 недели до распускания листьев. В это время, в случае непогоды, хвойные деревья могут служить им местом сбора корма и укрытием; после распускания листьев теньковки перестают в них нуждаться. Лиственные деревья, возможно, служат пеночкам резерв-

Таблица 42. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ТРЕЩОТКИ, пар/10 га

Местообитания	Г о д ы										
	1980	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1991	1992	1994	1995
Ельники мохово- и разнотравно-кустарничковые	0	0,2	0,2	0,8	2,8	3,0	0,9	-	-	-	-
Сосняки разные (в среднем)	0,9	2,8	3,6	2,2	2,5	2,3	-	-	1,6	-	2,2
Смешанные мохово-кустарничковые леса	0	1,0	1,3	4,0	4,1	4,2	-	0,6	1,1	1,5	1,2
Смешанные кустарничково—разнотравные леса	0,3	-	-	-	8,6	4,6	2,5	1,5	3,2	2,1	3,1
Березняки кустарничково—разнотравные	2,9	-	-	-	7,5	5,4	4,1	2,2	3,6	-	-

0 - вид не обнаружен; —

- биотоп не обследован

ным местом охоты при ухудшении погоды летом, когда кормодобывание на сосне и ели становится недостаточно продуктивным. С другой стороны, они могут иметь сигнальное значение, говоря о том, что продуктивность местообитания достаточно высока. В любом случае ясно, что биотопическое распределение пеночек, кроме постоянно необходимых элементов среды, ограничивают и используемые только в отдельные критические периоды.

На примере трещотки мы рассмотрели изменения ценотического ареала пеночек в ходе многолетней динамики численности. Район работ расположен недалеко от восточной границы ее распространения, и, по-видимому, популяция здесь существует в значительной степени за счет притока птиц из основной части ареала, находящейся западнее. Численность трещотки колеблется очень значительно (табл. 42). За время наблюдений мы отметили два минимума — в 1980 и 1991 г. и один максимум - в 1985-1986 гг.

Колебания численности трещотки сопровождаются значительными изменениями биотопического распределения. В годы минимума птицы гнездятся в основном в оптимальных местообитаниях - разнотравных березняках, изредка также по границам сосновых лесов и осоковых болот. С ростом численности увеличивается полнота использования набора местообитаний, и во время пика трещотка становится такой же эвритопной, как в центре ареала (Птушенко, Иноземцев, 1968). Выравненность распределения численности по биотопам, отраженная "мерой полидоминант-

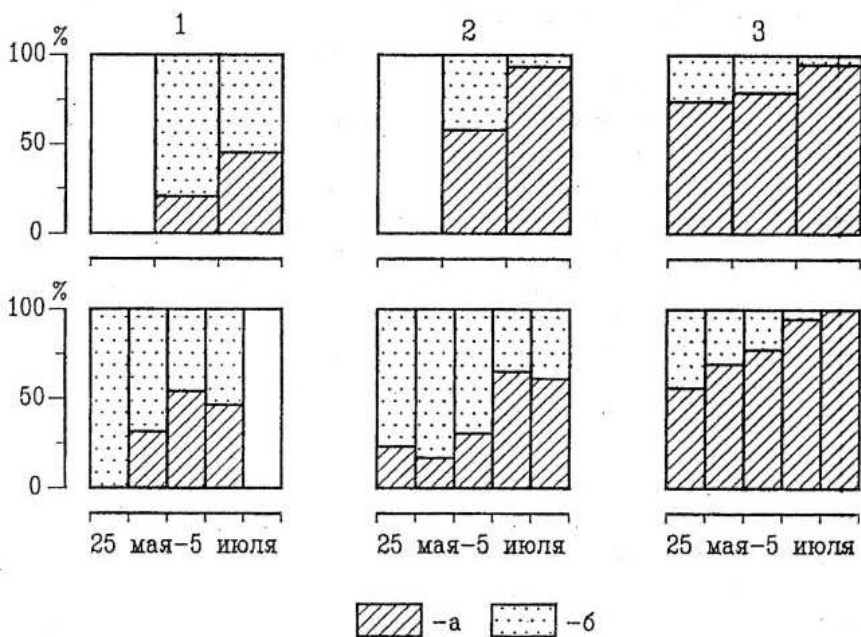


Рис. 23. Изменение соотношения холостых территориальных самцов и пар в поселениях трещотки в течение сезона 1 - ельник, 2 - осиново-березово-еловый лес, 3 - березняк; а - участки холостых самцов, б - участки пар

ности" Симпсона (Simpson, 1949; $0 < S < 1$) изменяется от 0,21 в 1980 г. до 0,86 в 1986 г. Однако, существенная часть населения в субоптимальных и пессимальных местообитаниях приходится на холостых самцов, которым до конца размножения так и не удается найти себе пару. Образование пар в течение гнездового периода по местообитаниям идет в том же порядке, как и их заселение при росте численности. Так, по данным наблюдений 1985 и 1986 г., уже в конце мая доли участков, занятых парами, в березняке составляют 65 и 25%, а холостыми самцами — 35 и 48%. Такое соотношение в смешанном лесу наступает лишь в середине или даже в конце июня (рис. 23). К этому времени в ельнике, например, в 1986 г. образовалась лишь одна пара, а холостые самцы и в конце июня, и за весь период наблюдений в целом составили больше половины населения.

Таким образом, в отличие от мухоловки-пеструшки, численность трещотки в пессимальных биотопах колеблется сильнее, чем в оптимальных. Изменения ее ценотического ареала в зависимости от численности следует известному правилу, согласно которому заселение менее благоприятных биотопов начинается после достижения определенной критической плотности в оптимуме (Patterson, 1980). Известно, что выбор места размножения годовалыми птицами осуществляется на основании запечатления тех условий, в которых они находились после вылета из гнезда (Соколов, 1981;

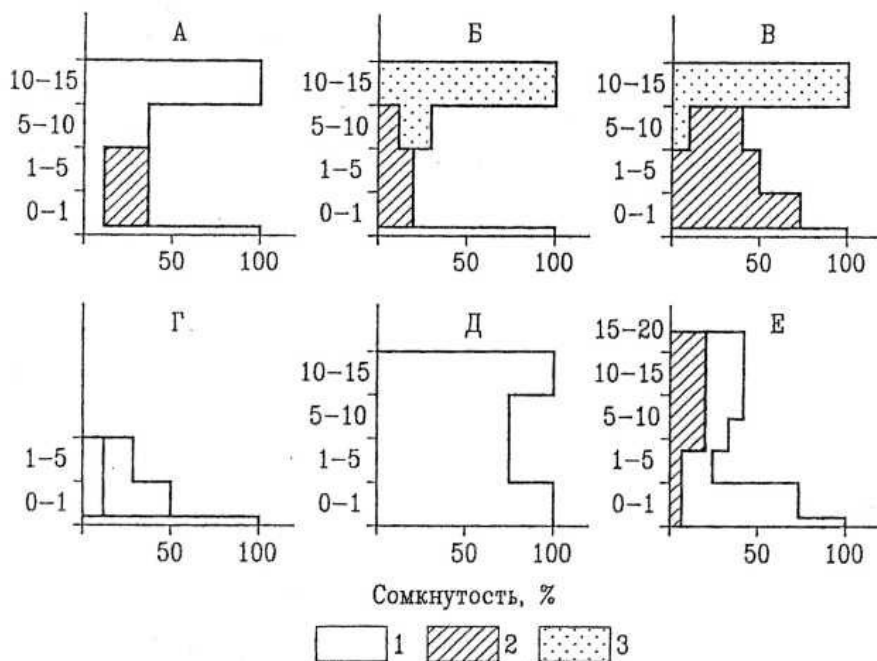


Рис. 22. Ярусные диаграммы растительности местообитаний пеночек А, Б - предпочитаемые местообитания трещотки: разнотравный осиновоберезовый лес, чернично-зеленомошный сосняк вблизи границы с сухим сосняком ксеросерии; В - тот же сосняк в глубине массива, где трещотки не селятся; Г, Д, Е - предпочитаемые местообитания веснички: несомкнутый березово-сосновый молодняк, опушка вязово-ольхового леса, пойменный смешанный лес

1988). Однако неясно,

какие именно черты среды они при этом запоминают. Трещотки, судя по наблюдениям, могут отличить по облику растительности весной, до начала размножения, оптимальные гнездовые биотопы от пессимальных. При этом очевидно, что запечатление особенностей этих биотопов происходило не в районе работ, а где-то в другом месте. В случае с мухоловкой-пеструшкой роль особенностей растительности в выборе местообитания, видимо, не столь велика, и первостепенное значение приобретает наличие и характер дупел. Создается впечатление, что при избытке дупел различия численности мухоловок в оптимальных и пессимальных биотопах поддерживаются за счет разной успешности размножения в них. Но возможен и прямой выбор прилетающими весной птицами участков, где кормодобывание более успешно.

Зяблик

Зяблик отличается от всех остальных видов района работ существенно более высокой численностью и эвритопностью. Он заселяет все местооби-

тания, в которых есть древесный ярус, и во всех них входит в число доминантов, составляя 20-50% плотности гнездящихся воробьиных птиц. Этот статус зяблик сохраняет по всем южнотаежным лесам от Ленинградской области до Урала (Преображенская, 1982). Что позволяет ему удерживать такие показатели? Мы предположили, что изменчивость мест и способов кормодобывания зяблика должна быть значительно выше, чем у других воробьиных птиц.

Известно, что зяблик часто использует различные массовые корма (Мальчевский, Пукинский, 1983). Его набор способов кормодобывания и объектов питания очень разнообразен (Дольник, 1982). Однако, наше предположение о том, что места и способы кормодобывания зяблика в разных лесных местообитаниях должны различаться, не подтвердилось. Во всех лесах в гнездовой период он оказался типичным кронником (табл. 43); в использовании частей крон деревьев разных пород существенных различий не прослеживается (табл. 44). Вертикальное распределение кормящихся птиц определяется расположением крон деревьев (рис. 11). Численность зяблика зависит только от продуктивности растительности местообитания; существенной избирательности каких-либо пород деревьев он не проявляет (табл. 26). Согласно данным Т.В. Дольник (1982), ветви диаметром менее 4 мм неудобны для передвижения зяблика. Однако, его способность пастись по концевым олиственным или охвоенным ветвям оказалась удивительно высокой. По доле времени, проведенной в периферических частях крон, зяблик не уступает специализированным кронникам - пеночкам, а иногда и превосходит их, хотя передвигается по ветвям гораздо более медленно и неуклюже. Так, на березе использует концевые ветви почти так же часто, как весничка и теньковка, и чаще зеленой пеночки, а по способности охотиться на концевых ветвях ели с ним может сравниться из пеночек только весничка. На всех деревьях зяблик охотится примерно одинаково, применяя, кроме пастыбы и дотягивания, броски и зависание. Это позволяет ему использовать один из наиболее распространенных и богатых в летнее время беспозвоночными элементов растительности - периферические части ветвей с листвой и хвоей.

Биотопическое и микростациональное распределение зяблика очень сильно меняется по сезонам. Весенний прилет зябликов совпадает по времени со сходом снега на полях (на Костромской станции — обычно середина-конец апреля). Только что прилетевшие и пролетные стаи держатся в основном по опушкам полей. В стаях птицы кормят ся преимущественно на земле, на открытых пространствах, и только в случае опасности вспархивают на деревья. К кормодобыванию в кронах зяблики полностью переходят тогда, когда листья достигают около 2/3 полного размера, а напочвенная травянистая растительность вырастает до 10— 15 см и начинает мешать передвижению по земле. В промежутке между занятием гнездовых территорий в лесах и отрастанием листьев зяблики в зависимости от трофической ситуации могут быть как древесными, так и наземными (табл. 45). Так, в смешанных лесах характер кормодобывания может стать сразу

почти таким же, как летом, с той лишь разницей, что в апреле — начале мая чаще используются растительные корма — цветы и завязи осины, дуба, семена из раскрывшихся шишек и т.п. С другой стороны, после зимы с хорошим урожаем шишек зяблики кормятся в основном на земле, собирая высыпавшиеся семена (примером может служить весна 1992 г., когда обильно плодоносила сосна). В лиственных лесах до распускания листвы зяблики ежегодно проводят на земле примерно половину времени кормодобывания. Во время охоты на земле они ведут себя очень похоже на овсянок: передвигаются медленно, тщательно осматривают поверхность и собирают различные мелкие малоподвижные объекты. По окончании гнездового сезона, в июле-августе, значительная часть зябликов района работ концентрируется в вязово-ольховых лесах, где они держатся большими стаями и кормятся в основном на земле. Оставшиеся в хвойных и смешанных лесах птицы продолжают вести древесный образ жизни. Довольно часто в это время зябликов можно встретить также кормящимися ягодами черемухи, вишни, рябины. Пролетные стаи появляются в сентябре. Так же, как и весной, птицы в них кормятся на земле, по опушкам полей. Образ жизни наземников-обитателей открытых пространств зяблики ведут также на пути миграции и на зимовках (Люлеева, 1982).

Таким образом, в течение годового цикла зяблик использует две стратегии кормодобывания, соответствующие двум различным жизненным формам: стратегию собирателей-преследователей беспозвоночных на ветвях деревьев (типичную для пеночек) и стратегию собирателей беспозвоночных и семян с земли (типичную для овсянок). Этим зяблик отличается от основного большинства видов воробьиных птиц, каждый из которых специализирован к добыванию корма одним определенным способом, а другие использует как дополнительные. Второе преимущество зяблика — в том, что элементы среды, которые он использует для кормодобывания при охоте обоими способами, относятся к числу самых обильных и доступных. Этим он отличается, например, от дроздов, сочетающих собирание беспозвоночных из подстилки и питание ягодами. На земле зяблик кормится в тот период, когда нет травы и практически везде можно свободно передвигаться и осматривать поверхность; на ветвях — когда они покрыты листвой и можно собирать открыто живущих листогрызущих беспозвоночных. Это позволяет ему успешно преодолевать неблагоприятные сезонные периоды, которые ограничивают биотопическое распределение и численность других, более специализированных видов. Так, для собирателей-преследователей беспозвоночных в кронах неблагоприятны ранняя весна и осень, когда листьев нет, а в хвое беспозвоночные неактивны и малочисленны. Собиратели-наземники сталкиваются с ограничениями в период развития травянистой растительности, которая затрудняет их передвижение. в это время им приходится* отыскивать лишенные растительности участки, довольствоваться низкопродуктивными моховыми и лишайниковыми биотопами или вырабатывать специальные приемы для охоты в траве. Сезонная изменчивость кормового поведения позволяет зяблику

Таблица 43. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЯБЛИКА ПО МИКРОСТАЦИЯМ В РАЗНЫХ БИОТОПАХ (местонахождение во время поиска корма), %

Микростации	Сосняки	Осиново березовые леса	Вязово- ольховые леса	Суходольные смешанные леса
Земля	0,6	1	-	1
Валежник	1	2	1	1
Лиственный подлесок	2	3	0,3	-
Еловый подрост	0,6	-	-	-
Деревья: ветви	95	94	98	98
стволы	0,6	0,4	0,2	
Всего регистраций	337	541	473	893

преодолеть оба эти ограничения. Таким образом, причина многочисленности и эвритопности зяблика, на наш взгляд, в чередовании по сезонам двух кормопоисковых стратегий, направленных на использование наиболее массовых ресурсов.

Анализ биотопического распределения мухоловки-пеструшки, пеночек и зяблика показывает следующее. Основным фактором, ограничивающим ценотический спектр видов и определяющим степень оптимальности биотопов, так же, как и для жизненных форм, является структура растительности. Это могут быть требования к ярусному строению фитоценоза в целом или к густоте отдельных высотных элементов растительности; требования к толщине ветвей деревьев, их густоте, расположению и т.п. Прослеживается тесная связь между поведением, специфичным для вида во время охоты, и структурными особенностями фитоценозов, в которых он живет: растительность должна предоставлять условия, в которых птицы могут эффективно охотиться. Однако, видовые требования к структуре фитоценоза, в отличие от требований совокупности нескольких видов, входящих

Таблица 44. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЯБЛИКА ПО ЧАСТЯМ КРОН НА ДЕРЕВЬЯХ РАЗНЫХ ВИДОВ (местонахождение во время поиска корма), %

Части крон	Ель	Сосна	Береза	Осина	Ольха
Живые ветви: концы	41	31	31	32	48
скелетные части	55	60	64	58	44
Сухие ветви	3	9	5	10	9
Всего регистраций	317	451	590	366	470

в одну жизненную форму, могут определяться не только особенностями кормового поведения. На примере пеночек можно видеть, что определенным типам растительности соответствуют не только детали кормового поведения, но и целый ряд других характеристик вида: особенности демонстрации участка обитания, плотный или разреженный характер поселений, размер гнездовой территории.

Поскольку все видовые характеристики взаимосвязаны, весь комплекс эколого-поведенческих особенностей вида "подогнан" к определенному набору фитоценозов. Но при этом критерии, определяющие пригодность для птицы растительного сообщества, очень специфичны и отличаются от оценок, принятых при классификации растительности. Например, с точки зрения исследователя ценотический ареал трещотки включает разные леса: березовые, смешанные, сосновые. "С точки зрения" трещоток все биотопы, где они живут, отличаются только количественно - по обилию мест, удобных для охоты, гнездования, демонстрации территории "трещоточным" методом, и степени их удобства. Как показывает анализ, большинство воробьиных птиц района работ не применяют "к разным фитоценозам разные способы их

Таблица 45. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗЯБЛИКА ПО МИКРОМЕСТООБИТАНИЯМ (местонахождение во время поиска корма), %

Микростанции	Хвойные и смешанные леса							Лиственные леса		
	20-22. IV 1990	1-9. V 1990	1-9. V 1992	6-10. VI 1990	13-30. VI 1990	1-9. VII 1990	18-22. VII 1991	1-9. V 1992	6-30. VI 1990	1-5. VIII 1992
Земля	6	8	59	0,3	-	0,2	-	44	0,5	85
Валежник	-	-	4	:	0,4	-	-	2	1	3
Подрост и подлесок	-	-	6	-	-	-	-	9	2	0,8
Деревья:										
тонкие ветви	45	38	9	43	35	36	41	16	36	5
скелетные ветви	47	42	17	54	62	59	55	26	51	7
сухие ветви	3	10	3	2	2	4	4	2	9	-
стволы	-	0,3	1	-	-	0,8	"	2	0,3	-
Вс его регистраций	78	593	183	368	525	504	190	119	1014	238

использования” и в этом смысле являются стенобионтами.

Продуктивность фитоценоза влияет на биотопическое распределение вида, снижая или повышая жестокость его требований к структуре растительности. Так, на примере мухоловки-пеструшки можно видеть, что в высокопродуктивном биотопе вид довольствуется ограниченным набором кормовых поверхностей, а в низкопродуктивном увеличивает их разнообразие, расширяя таким образом свою пространственную нишу.

Не все элементы среды, определяющие пригодность местообитания для вида, используются птицами постоянно. Часть из них необходима лишь в определенные лимитирующие периоды, например, ранней весной, в самом начале гнездования, или при резком ухудшении погоды. Значение таких периодически необходимых ресурсов в формировании ценотического ареала, по-видимому, может быть очень велико. На наш взгляд, это убедительно показывает пример зяблика. За счет сезонной смены кормопоисковых стратегий он выходит из-под влияния изменений среды, критических для видов, специализированных на какой-либо одной стратегии. Это позволяет ему достигнуть очень высокого уровня численности и эвритопности.

Различная эффективность кормодобывания птиц в оптимальных и пессимальных местообитаниях определяет разную успешность размножения. На примере мухоловки-пеструшки можно видеть, что биотопическая неоднородность сроков размножения, размеров кладок, успешности выкармливания птенцов и числа слетков, приходящихся на пару взрослых птиц, очень велика. Известно, что выбор места размножения годовалыми птицами осуществляется на основании запечатления тех условий, в которых они находились после вылета из гнезда (Соколов, 1981; 1988). Различия численности вида в оптимальных и пессимальных биотопах поддерживаются как за счет разной успешности размножения в них, так и за счет выбора прилетающими весной птицами участков, где есть подходящие для них элементы растительности. При этом в основу выбора может быть положено как обилие корма в момент начала гнездования, так и какие-то черты растительности, имеющие сигнальное значение и позволяющие птицам прогнозировать будущую численность кормовых объектов (например, для пеночек - наличие на участке обитания лиственных деревьев).

Глава 5

СУКЦЕССИИ И БИОТОПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

В предыдущих главах рассмотрены закономерности выбора местообитаний на уровне видов птиц. Теперь мы перейдем к пространственной неоднородности населения в целом и попробуем объяснить ее, опираясь на данные, полученные для видов. Поскольку при выделении местообитаний птиц использована система сукцессий растительности, варианты населения птиц мы также представили в виде динамической системы. Она включила четыре ряда демутационной сукцессии, отражающих восстановление лесных сообществ после гарей и вырубок, и три ряда экогенетической (первичной) сукцессии (см. рис. 2 в гл. 1). При этом надо отметить, что рассматривается не просто набор рядов изменения населения птиц в ходе динамики растительности. В динамическую систему вошли все основные местообитания птиц района работ, за исключением антропогенных и лишенных растительности. Поэтому совокупность вариантов населения птиц отражает его пространственное разнообразие.

Закономерностям изменения населения птиц в ходе сукцессии растительности посвящено значительное число исследований. В большинстве работ, рассматривающих сукцессионные смены птичьего населения в лесах Европы, Урала, Северной и Центральной Америки, отмечается рост разнообразия и плотности от ранних стадий к поздним. При зарастании вырубок и гарей показатели, как правило, увеличиваются от первой открытой стадии к несомкнутым молоднякам и кустарникам, затем с ростом леса снижаются, а к спелым лесам возрастают вновь (Зябрев, 1954; Jonston, Odum, 1956; Пospelов, 1957; Данилов, 1958; Бутьев, 1964; Коренберг, 1964; Наарапеп, 1965; Ferry, Frochot, 1970). Реже на стадии молодняков пик не прослеживается или отмечается только для одного из показателей; как правило, это характерно для рядов возобновления сосновых лесов (Наарапеп, 1965; Glovacinski, 1979; Conner et al., 1979; Богуйски, Беднорз, 1982). Изредка показатели обилия и разнообразия снижаются от предклимаксных лесов к климаксным (Shugart, James, 1973).

Динамика населения птиц в ходе экогенеза (первичной сукцессии) менее изучена. Здесь все исследователи также отмечают возрастание плотности и разнообразия от ранних стадий к поздним. Переход от предклимаксной стадии к климаксу может сопровождаться небольшим снижением значения показателей (Karr, 1968; Smith, Mac-Mahon, 1981); в других случаях увеличение показателей продолжается до климаксной стадии (Karr, Roth, 1971; Беднорз, 1982).

Все исследователи отмечают значительные различия видового состава и жизненных форм птиц, заселяющих фитоценозы разных стадий сукцессии. Большая часть видов, как правило, отдает предпочтение одной или

двум соседним во времени стадиям, и избегает остальных. Так, данные изучения пяти стадий сукцессии во влажном и сухом лесу в северо-восточной Финляндии, где возраст леса менялся от 2 до 15 лет, показали, что доля видов, размножающихся в одной или двух стадиях, достигает 78% в сухих и 82% во влажных лесах. В сухих лесах только один вид из 86 занимал все 5 стадий, а во влажном — 3 вида из 44 (Helie, 1985). Различия видового состава и жизненных форм птичьего населения на разных стадиях сукцессии, по мнению большинства авторов, отражают особенности структуры растительности. Опубликованные данные показывают, что динамика населения птиц в разных рядах сукцессии может существенно различаться, несмотря на наличие общих тенденций изменения.

Видовое разнообразие населения птиц

Для оценки видового разнообразия населения воробьиных птиц района работ выбраны следующие показатели: видовое богатство (общее число видов, зарегистрированных в каждом фитоценозе), Шенноновский индекс общего разнообразия и показатель выравненности распределения обилия между видами Пиелу (по: Одум, 1975).

Во всех рядах демулационной сукцессии растительности видовое богатство и индекс разнообразия возрастают от открытых стадий к лесным (табл. 46). На фоне общей тенденции роста показателей могут наблюдаться их локальные подъемы и спады. Так, в ксеросерии нарастание числа видов идет плавно, разнообразие имеет незначительный пик на стадии несомкнутого молодняка. В олиготрофной гидросерии самые высокие показатели отмечены в сомкнутом молодняке. Однако анализ видовых списков и карт размещения гнездовых территорий показывает, что это превышение вызвано посторонними видами, заходящими из соседних выделов (из-за отсутствия сомкнутых олиготрофных молодняков достаточной площади учет велся на территории пятен, разбросанных среди молодого мезотрофного сосняка). Динамика числа видов в ходе зарастания мезотрофных вырубок имеет два пика - в сомкнутых молодняках и смешанных лесах; на стадиях взрослых сосновых и лиственных лесов и в темнохвойных лесах показатели снижаются. Для общего разнообразия отмечен только один пик — в смешанных лесах, и затем спад — к темнохвойным. В ряду евтрофного предклимакса также отмечено два локальных максимума — в сомкнутых молодняках и смешанных лесах, и два минимума — в осиновоберезовых и темнохвойных лесах.

Результаты сравнения видового разнообразия населения птиц ранних и поздних стадий экогенеза зависят от того, какой из вариантов населения поздней стадии мы изберем для сравнения. Нелесные ранние стадии экогенеза и нелесные стадии демутации (относящиеся к предклимаксным стадиям экогенеза), как правило, существенно не различаются (табл. 47). Небольшая разница прослеживается только для необлесенных болот и вырубок олиготрофной гидросерии. Показатели мезотрофных рямов (начало

Таблица 46. ДИНАМИКА ОБОБЩАЮЩИХ ХАРАКТЕРИСТИК НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ХОДЕ ЗАРАСТАНИЯ ВЫРУБОК И ГАРЕЙ (демутационные сукцессии)

Серия и стадия демутации	Число видов	Видовое разнообразие (Шенноновский показатель)	Выравненность (по Пielу)	Плотность (в скобках - без зяблика), пар/1 0 га	Биомасса, г/1 0 га	Количество трансформированной энергии (тыс. ккал/сут x 10 га)
КСЕРОСЕРИЯ						
вырубки	6	1,45	0,81	2,9	64	68
несомкнутые молодняки	12	2,07	0,83	8,1	200	199
сомкнутые молодняки	13	1,92	0,75	8,3 (5,3)	140	166
взрослые леса	18	2,19	0,76	11,8 (8,1)	231	250
ОЛИГОТРОФНАЯ ГИДРОСЕРИЯ						
вырубки	4	1,12	0,81	4,1	106	109
несомкнутые молодняки	6	1,33	0,74	4,6	91	100
сомкнутые молодняки	18	2,31	0,80	14,7(11,4)	247	291
взрослые леса	13	2,12	0,83	9,5 (7,3)	183	201
МЕЗОТРОФНАЯ ГИДРОСЕРИЯ						
вырубки	5	1,29	0,80	5,0	128	127
несомкнутые молодняки	13	2,12	0,83	11,3	309	291
сомкнутые молодняки	25	2,20	0,69	15,9(10,2)	257	309
взрослые березовые - сосновые леса	21-17	2,38-2,13	0,78-0,75	9,3-12,4 (6,8-7,4)	166-201	188-241
--- --- смешанные леса	27	2,45	0,74	13,7 (9,2)	248	277
--- --- ельники	19	1,71	0,58	9,1 (3,7)	174	195
ЕВТРОФНАЯ ГИДРОСЕРИЯ						
луга - вырубки несомкнутые молодняки	12-8	1,88-1,80	0,76-0,80	6,4-5,2	123-114	137-122
сомкнутые молодняки	9	1,96	0,89	8,5	246	225
взрослые березовые - осиновые леса	23	2,02	0,64	19,4 (10,4)	380	418
--- --- смешанные леса	20-14	1,81-1,74	0,60-0,66	20,2-15,9 (9,5-8,0)	335-266	397-316
--- --- пихтово-еловые леса	26	2,15	0,66	20,0(11,7)	287	420 ,

Таблица 47. ОБОБЩЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ РАЗНЫХ СТАДИЙ ЭКОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Серия и стадия демултации	Число видов	Видовое разнообразие (Шенноновский показатель)	Выравненность (по Пиелу)	Плотность (в скобках - без зяблика), пар/1 0 га	Биомасса, г/1 0 га	Количество трансформированной энергии (тыс. ккал/сут x10 га)
ОЛИГОТРОФНАЯ ГИЦРОСЕРИЯ						
	5	1,14	0,71	4,4	180	198
	4	1,22	0,77	4,4	197	209
	13	2,12	0,83	9,5 (7,3)	366	402
МЕЗОТРОФНАЯ ГИЦРОСЕРИЯ						
	12	2,22	0,88	8,4	302	350
	9	1,70	0,82	8,2	436	418
" лесные	21	2,20	0,71	11,1(6,8)	394	450
ЕВТРОФНАЯ ГИЦРОСЕРИЯ						
	10	2,05	0,89	8,4	282	332
	26,5	2,46	0,75	27,2(19,9)	1268	1258
" лесные	21	1,97	0,65	17,1 (9,0)	600	688

экогенеза) и зарастающих вырубок (поздняя стадия экогенеза), а также осоковых евтрофных болот (ранняя стадия) и разнотравных лугов и вырубок (предклимакс) примерно одинаковы. Если же мы сравним данные по ранним — нелесным и поздним — лесным стадиям экогенеза, или возьмем усредненные данные по демутиационным рядам, разнообразие и видовое богатство населения птиц поздних стадий сукцессии растительности окажется значительно выше, чем ранних. В евтрофной гидросерии наибольшие показатели при любом способе сравнения характерны для сообществ средней стадии экогенеза.

В ходе зарастания вырубок и гарей видовое богатство населения птиц в рядах с более высокой продуктивностью растительности (мезотрофная и евтрофная гидросерии) достигает больших значений, чем в бедных по продуктивности рядах (ксеросерия и олиготрофная гидросерия). Так, в ксеросерии и олиготрофной гидросерии показатели видового богатства увеличиваются (в среднем) от 5 до 15,5 видов, в мезотрофной и евтрофной гидросерии — до 21,3 видов. Максимальные показатели видового богатства птичьего населения характерны для лесов средней стадии экогенеза евтрофной гидросерии, продуктивность которых наибольшая из всех рассмотренных лесных сообществ.

Таким образом, выделяются следующие закономерности изменений видового разнообразия населения птиц в ходе динамики фитоценозов.

1. Видовое богатство и общее разнообразие (Шенноновский показатель) во всех рядах — как демутиации, так и экогенеза — увеличиваются от ранних открытых стадий к поздним лесным.

2. В рядах низкопродуктивных фитоценозов (ксеросерия, олиготрофная гидросерия) нарастание видового разнообразия орнитоценозов идет плавно. В более богатых демутиационных рядах обнаруживаются локальные максимумы на стадиях молодняков и смешанных лесов, и минимумы — во взрослых мелколиственных и сосновых лесах и в темной еловой лесной. В экогенезе евтрофной гидросерии максимум характерен для средней стадии.

3. В демутиационных рядах более продуктивных фитоценозов конечные показатели видового разнообразия орнитоценозов выше, чем в бедных, при сходном уровне значений вначале.

4. Выравненность распределения обилия между видами обнаруживает тенденцию к снижению от ранних открытых стадий сукцессии к поздним лесным. С повышением продуктивности фитоценозов серии эта тенденция проявляется сильнее.

Рассмотрим, каким образом формируются биотопические различия видового разнообразия. В составе птичьего населения каждого растительного сообщества можно выделить виды птиц, для которых его условия оптимальны, и виды, находящиеся в зоне биотопического пессимума. Первые мы называли предпочитающими данный фитоценоз, вторых — чужими.

Таблица 48. ЧИСЛО ВИДОВ ПТИЦ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИХ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА РАЗНЫХ СТАДИЙ ДЕМУТАЦИОННОЙ СУКЦЕССИИ (под чертой - число собственных видов)

Серия экогенеза	Стадии демутации						Всего видов
	1	2	3	4	5	6	
Ксеросерия	3/5	3/5	0/8	8	-	-	14
Олиготрофная гидросерия	3/5	3/5	1/9	8	-	-	14
Мезотрофная гидросерия	3/5	3/5	4/12	а - 3/9 6 - 3/13	10/14	6/13	23
Евтрофная гидросерия поздние стадии экогенеза	а - 3/5 6 - 2/3	3/11	1/10	6 - 2/9 в - 2/9	10/14	6/13	20
средние стадии экогенеза	4	6	нет данных	8	9 в сумме		22

1, 1 а - открытые вырубки; 16 - луга; 2 - несомкнутые молодняки; 3 - сомкнутые молодняки; 4, 4а - взрослые сосновые и березово-сосновые леса; 4б - взрослые березняки; 4в — взрослые осинники; 5 - взрослые смешанные леса; 6 - взрослые темнохвойные леса

Виды, для которых данное местообитание субоптимально, а оптимум обычно приходится на соседние стадии динамики растительности, обозначали как соседние. Например, для сомкнутых молодняков это лесные птицы, для вырубок - белая трясогузка, обыкновенная овсянка. Совокупность видов, для которых данный фитоценоз входит в оптимум и субоптимум биотопического ареала (предпочитающих фитоценоз и соседних видов), обозначали как собственные виды. Исходя из классификации воробьиных птиц по их биотопическому распределению, приведенной в предыдущей главе, для каждой стадии сукцессии растительности было рассчитано число предпочитающих ее и собственных видов.

Число видов, предпочитающих ранние стадии зарастания вырубок и гарей, луга и несомкнутые молодняки невелико - по **2—3** — и сходно в разных рядах (табл. 48). Так же низки и показатели в сомкнутых молодняках. В рядах демутации ксеросерии и олиготрофной гидросерии число предпочитающих стадии видов к взрослым лесам возрастает. В мезотрофной и евтрофной гидросерии оно остается на низком уровне во вторичных сосновых и мелколиственных лесах, возрастает в смешанных и вновь снижается к ельникам.

Пик видового богатства и общего разнообразия на стадии молодняков создается в основном за счет соседних видов, как результат пограничного эффекта. Здесь гнездятся как птицы, предпочитающие зарастающие вы-

рубки и гари, так и лесные виды.

Пик разнообразия на стадии смешанных лесов формируется в основном за счет предпочитающих их видов. Это преимущественно две группы птиц - нуждающиеся в еловом подросте для охоты и маскировки гнезда и в отмирающих деревьях, где в основном сосредоточены дупла. По-видимому, адаптации этих видов связаны исходно не со вторичными смешанными лесами, а с коренными разновозрастными хвойными, характеризующимися мозаикой открытых вывалов,

пятен возобновляющегося после вывала леса с густым подростом и участков спелого древостоя. Можно предполагать, что, если бы такие леса имелись в районе работ и были обследованы как следующая стадия после одновозрастных темнохвойных насаждений, они имели бы максимальное разнообразие, включив как виды смешанных лесов, так и виды темнохвойных. То есть, после спада в одновозрастных темнохвойных лесах с относительно простой структурой древостоя в разновозрастных кривая видового разнообразия вновь пошла бы вверх. Таким образом, прослеживается тенденция возрастания числа предпочитающих видов птиц в коренных лесах, по сравнению со вторичными сообществами того же сукцессионного ряда.

Число видов птиц, предпочитающих коренные хвойные или предшествующие им смешанные лесные стадии разных рядов, сходно (6—10). Оно не обнаруживает связи с продуктивностью растительности, которая повышается от лесов ксеросерии и олиготрофной гидросерии к лесам поздних стадий мезотрофной, евтрофной гидросерии и далее к лесам средней стадии евтрофной гидросерии. Общее число видов, предпочитающих ряд, также не зависит от продуктивности и связано только с числом стадий в нем.

Число видов, предпочитающих растительные сообщества ранних стадий экогенеза, невелико и сходно для разных рядов (табл. 49). Если сравнивать его с показателями незалесенных местообитаний поздних стадий экогенеза, различия оказываются небольшими, хотя некоторое увеличение видового богатства к поздним стадиям все же прослеживается. Рост числа предпочитающих видов от открытых ранних стадий экогенеза к залесенным поздним очень велик; еще больше возрастают различия при сравнении видового

Таблица 49. ЧИСЛО ВИДОВ ПТИЦ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИХ РАЗНЫЕ СТАДИИ ЖОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СУКЦЕССИИ за чертой - число собственных видов)

Серия экогенеза	Стадия экогенеза				
	1	2		3	
		а	б	а	б
Олиготрофная гидросерия	2	-	-	3/5	8
Мезотрофная гидросерия	2	-	-	3/5	14
Евтрофная гидросерия	2	4	16	3/5	14

1 - ранние стадии экогенеза (болота); 2 - средние: а - нелесные, б - лесные стадии; 3 - поздние: а - нелесные (включая несомкнутые молодняки), б - лесные стадии

богатства ранних стадий со всем набором видов, заселяющих демутиационный комплекс поздних стадий экогенеза.

Участие чужих видов в составе птичьего населения демутиационных рядов ксеросерии, олиготрофной и мезотрофной гидросерий минимально на первой — открытой стадии (15—25%), в несомкнутых молодняках возрастает до 40-55% и сохраняется на этом уровне до конца ряда. То есть, в этих рядах рост видового богатства населения от начальной стадии к поздним объясняется увеличением не только числа собственных видов, но и пропорциональным ему — видов, предпочитающих иные биотопы. В лесах и сомкнутых молодняках это в основном виды, относящиеся к лесным комплексам других сукцессионных рядов.

В демутиационном ряду предклимакса евтрофной гидросерии на вырубках, лугах и в несомкнутых молодняках доля чужих видов очень велика — 50-75%. Это преимущественно птицы, предпочитающие высокотравные сообщества средней и ранней стадии той же серии. Их, видимо, привлекает сходство структуры растительности евтрофных молодняков и кустарников ранних стадий демутации с высокотравными зарослями болот и влажных лесов начала экогенеза. Во взрослых лесах евтрофного предклимакса участие чужих видов в составе населения такое же, как в лесах других демутиационных рядов.

В орнитоценозах болот, представляющих ранние стадии экогенеза гидросерий, чужие виды составляют 60-80% видовых списков. Это, во-первых, лесные виды, присутствие которых объясняется наличием элементов древесной растительности на всех болотах (на олиготрофном и мезотрофном — ряма, на евтрофном — ив). Кроме того, на мезотрофном и евтрофном болоте встречаются виды, предпочитающие средние стадии евтрофной гидросерии, на евтрофном — виды лугов. Если отбросить чужие виды, видовое богатство ранних стадий экогенеза окажется немного ниже, чем показатели открытых сообществ поздних стадий экогенеза.

В лесах средней стадии экогенеза евтрофной гидросерии на долю чужих видов приходится 60% видового состава; это птицы двух других лесных орнитокомплексов и орнитокомплексов молодняков. За их счет формируется высокое видовое разнообразие птичьего населения средней стадии евтрофной гидросерии. Таким образом, в ходе экогенетической сукцессии растительности доля чужих видов в формировании видового богатства орнитоценозов снижается.

Анализ видового разнообразия населения птиц разных стадий и серий сукцессии показывает следующее.

1) Увеличение показателей видового богатства от ранних открытых стадий сукцессионных рядов к лесным вызывается в первую очередь ростом числа предпочитающих фитоценозы и собственных видов. Одновременно, как правило, возрастает и разнообразие жизненных форм — от 2-5 в открытых фитоценозах до 5-8 — в лесах (см. табл. 27, 28 в гл. 3). Эту закономерность можно объяснить усложнением вертикальной структуры растительности. Тенденция увеличения видового разнообразия населения

птиц с ростом ярусной сложности фитоценоза известна давно и хорошо изучена (MacArthur et al, 1961; 1962; MacArthur, 1964; Кулешова, 1968; и др.).

В трех демулационных рядах — ксеросерии, олиготрофной и мезотрофной гидросерии различия между ранними и поздними стадиями усиливаются за счет меньшего проникновения чужих видов в орнитокомплексы ранних стадий. Разница в видовом разнообразии начальных и предклимаксных стадий экогенеза, наоборот, маскируется чужими видами, доля которых на болотах по сравнению с лесами больше.

2) Высокое видовое богатство влажнотравных лесов средней стадии евтрофной гидросерии также формируется за счет чужих видов, в основном из иных лесных орнитокомплексов. Увеличению видового богатства здесь способствует мозаичность фитоценоза, выраженная сильнее, чем в лесах поздних стадий экогенеза. Из-за нее во влажнотравных лесах всегда встречаются птицы ранних стадий возобновления этих лесов, проникающие по речинам и полянам. Число видов птиц, предпочитающих влажнотравные леса, такое же, как в других лесных сообществах.

3) Число видов птиц, предпочитающих молодняки, очень невелико — меньше, чем и в открытых, и в лесных местообитаниях. Пики видового богатства на стадии молодняков связаны с их пограничным положением, за счет которого здесь встречаются птицы открытых местообитаний, лесные виды и виды собственно молодняков. Дополнительное разнообразие создается за счет проникновения в молодняки видов высокотравных и лиственно-высокотравных сообществ средней стадии евтрофной гидросерии, которых привлекает сходство структуры растительности их предпочитаемого биотопа и густого подроста с участками травы на зарастающих вырубках.

4) Пики на стадии смешанных лесов, напротив, связаны с тем, что значительное число видов птиц отдает им предпочтение, а спады во вторичных лиственных и сосновых лесах и в темной хвойных лесах — с тем, что предпочитающих их видов птиц немного.

5) Число видов, предпочитающих лесные стадии демулации разных рядов, сходно, а во вторичных мелколиственных и сосновых лесах мезотрофной и евтрофной гидросерии даже меньше, чем в сосняках бедных по продуктивности серий. Однако виды лесных стадий мезотрофной и евтрофной гидросерии охотно селятся не только в фитоценозах предпочитаемой стадии, но и в соседствующих с ней в демулационном ряду. В связи с этим видовое богатство каждой стадии увеличивается.

Таким образом, число видов птиц, предпочитающих растительное сообщество определенной стадии сукцессии, практически не зависит от продуктивности фитоценоза. Оно определяется, во-первых, вертикальным разнообразием растительности, и, во-вторых, длительностью существования фитоценоза в естественных условиях. Так, в лесах показатели в среднем в 2-3 раза больше, чем в незалесенных местообитаниях, растительность которых характеризуется более низким вертикальным разнообразием. С другой стороны, видов, предпочитающих коренные леса, значительно больше, чем видов, оптимумы которых приурочены ко вторичным лесным

сообществам (в особенности, если считать, что виды, предпочитающие смешанные леса, на самом деле приспособлены к существованию в коренных разновозрастных лесах с преобладанием хвойных деревьев). Короткоживущие открытые местообитания - вырубки, гари, а также молодняки заселяют в основном виды, адаптации которых связаны с иными типами растительности. Только вырубки в районе работ предпочитает лишь жулан. Оптимумы видов остальных нелесных орнитокомплексов приурочены к местообитаниям, длительность существования которых измеряется многими десятками или сотнями лет — лугам, пойменным высокотравным зарослям, болотам.

Кроме птиц, предпочитающих фитоценоз данной сукцессионной стадии и соседних, существенную роль в формировании видового разнообразия играют чужие виды. Их число зависит от того, много ли других орнитокомплексов в районе работ приурочено к фитоценозам с похожей структурой растительности. Так, наличие нескольких лесных орнитокомплексов увеличивает разнообразие населения птиц в каждой из лесных стадий. Напротив, там, где преобладают открытые биотопы, а лесных орнитоценозов мало, можно ожидать снижения разнообразия населения птиц в лесах и увеличения — в открытых местообитаниях. Число чужих видов птиц с ростом продуктивности фитоценоза может увеличиваться. В связи с этим растет и общее видовое богатство.

Участие представителей разных жизненных форм в составе птичьего населения

На вырубках и гарях всех типов преобладают потребители беспозвоночных, собирающие или подстерегающие их на земле и других открытых поверхностях — бревнах, щепе и т.п. (табл. 50). Такую же структуру имеет птичье население моховых болот. Она обусловлена преобладанием по площади участков, лишенных растительности (на вырубках), или ровной поверхности мохового покрова (на болотах). И то, и другое удобно для передвижения и пастбы и хорошо просматривается с присад.

С появлением древесной поросли или кустарников на болотах и в несомкнутых молодняках значительную долю занимают птицы - собиратели беспозвоночных с ветвей. В зависимости от характера растительности это либо собиратели-преследователи (пеночки), либо хорошо лазающие собиратели с густостебельных кустарниковых зарослей (в основном славки). Первые заселяют несомкнутые молодняки из березы и сосны или ивняки с отдельно стоящими кустами; вторые - березовоосиновые или ольховые молодняки, густые ивовые заросли. Одновременно участие в составе населения видов - собирателей и подстерегателей беспозвоночных на открытых поверхностях снижается.

Птичье население осоковых болот и злаковых лугов отличается от населения моховых болот и вырубок тем, что доля подстерегателей в нем незначительна, доля собирателей на открытых поверхностях также су-

щественно ниже. На осоковых болотах их место занимают собиратели с жесткостебельных травянистых растений, лазающие в толще осокового яруса, и наземные собиратели беспозвоночных и семян (овсянки), которые кормятся в основаниях кустарника и кочек. Собиратели беспозвоночных на открытых поверхностях представлены на осоковых болотах белой трясогузкой. Она не использует основную растительность болот и кормится только там, где ее нет - на бревнах, прирусловой полосе ила и т.п. Разнотравно-злаковая растительность лугов непригодна для лазающих видов и затрудняет охоту наземных собирателей, так как уменьшает обзор и мешает передвижению. Преобладающие здесь наземные собиратели предпочитают участки с угнетенной или выбитой растительностью и основания ивовых кустов.

Птичье население лесов различного возраста, разных стадий и серий сукцессии по составу жизненных форм обнаруживает значительное сходство (табл. 5*1). Оно обусловлено преобладанием потребителей беспозвоночных, собирающих их с ветвей (пеночки, королек - около четверти-третьи населения) и собирателей смешанных кормов, также охотящихся летом на ветвях (зяблик, юрок - от трети до половины населения). По участию остальных жизненных форм различаются леса ксеросерии и олиготрофной гидросерии, леса поздних стадий евтрофной и мезотрофной гидросерии, и леса средних стадий евтрофной гидросерии. В составе населения птиц сосняков ксеросерии и олиготрофной гидросерии доля двух общих для всех лесов жизненных форм сравнительно невелика; кроме них здесь преобладают собиратели-извлекатели беспозвоночных с ветвей деревьев, подстерегатели, а в заболоченных сосняках — собиратели с поверхности земли. Господство этих жизненных форм объясняется разреженностью древостоя, отсутствием подроста и подлеска, травянистой растительности, что делает лес хорошо просматривающимся. В лесах средней стадии экогенеза евтрофной гидросерии значительную долю населения составляют собиратели беспозвоночных в нижнем древесно-кустарниковом ярусе (славки), наземные собиратели-извлекатели беспозвоночных (дрозды) и наземные проникающие собиратели (мелкие дроздовые). Их преобладание объясняется обильным развитием листовного подроста, подлеска и высокотравья в этих лесах, а также высокой продуктивностью растительности, обуславливающей высокую численность беспозвоночных в подстилке. В лесах предклимаксовой стадии евтрофной и мезотрофной гидросерий представлен разнообразный набор жизненных форм птиц, но, кроме двух общих для всех лесных местообитаний типов собирателей, ни одна не составляет 10% населения или более. Чаше других встречаются наземные проникающие собиратели, связанные с участками густого елового подроста (зарянка, лесная завирушка). В табл. 52 представлена обобщенная классификация вариантов птичьего населения по участию различных жизненных форм.

Таким образом, состав жизненных форм птичьего населения соответствует структуре фитоценоза, точнее, ее чертам, обуславливающим

Таблица 50. УЧАСТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В СОСТАВЕ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ НЕЛЕСНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ, %

Жизненная форма	Ранние стадии экотенеза (болота)				Поздние стадии экотенеза											
					Вырубки				Луга				Несомкнутые молодаяки			
	Но	Нт	Не	Х	Но	Нт	Не	Х	Но	Нт	Не	Х	Но	Нт	Не	
ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ																
Наземные истинные собиратели и собиратели-преследователи	56	24	24	62	73	48	46	30	37	28	32	18				
	-	-	-	-	-	-	-	3	5	-	13	20				
	25	-	-	17	22	44	25	3	25	18	18	11				
	-	8	28	-	-	-	8	3	-	-	2	2				
	-	6	10	10	5	4	21	6	-	-	2	38				
Собиратели с жесткостебельных травянистых зарослей	3	11	28	10	-	4	-	26	9	52	14	5				
Собиратели с кустарников*х зарослей	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
Собиратели-преследователи с ветвей																
Прочие																
ПОТРЕБИТЕЛИ СМЕШАННЫХ КОРМС				> В, ПОТРЕБИТЕЛИ				СЕМЯН								
Наземные собиратели	-	8	10	-	-	-	-	27	20	2	18	-				
	16	23	-	-	-	-	-	2	3	-	0,4	5				

Условные обозначения см. табл.

использование тех или иных способов охоты. Изменение состава жизненных форм в ходе сукцессии растительности следует за изменением структуры фитоценоза. Наибольшие различия отмечаются между населением птиц открытых ранних стадий демутационных и экогенетических смен и поздних лесных стадий.

Плотность населения птиц и выравненность распределения обилия между видами

Изменения плотности, биомассы и количества трансформированной населением птиц энергии в ходе сукцессии растительности отражены в табл. 46, 47. Биомасса рассчитана как суммарная сырая масса всех особей; для расчета энергетического показателя использованы формулы зависимости метаболизма от веса тела (Гаврилов, 1977).

Во всех демутационных рядах прослеживается рост показателей от первых открытых стадий к последующим стадиям молодняков и взрослых лесов; максимумы в сомкнутых молодняках (реже в несомкнутых) и в смешанных лесах; снижение во вторичных сосновых и мелколиственных и в темнохвойных лесах.

Уровень плотности и связанных с ней характеристик населения птиц в нелесных растительных сообществах ранних и поздних стадий экогенеза, как правило, сходен; в лесах поздних стадий значения обычно выше. В ряду экогенеза евтрофной гидросерии показатели плотности, биомассы и количества трансформированной энергии возрастают от ранних стадий к средним, а к поздним вновь несколько снижаются.

Плотность, биомасса и количество трансформированной птицами энергии в лесных местообитаниях обнаруживает связь с продуктивностью растительности. Значения показателей возрастают от низкопродуктивных лесов ксеросерии и олиготрофной гидросерии к лесам предклимакса мезотрофной гидросерии, далее — к лесам поздней стадии экогенеза евтрофной гидросерии и достигают максимума в наиболее продуктивных фитоценозах средней стадии евтрофной гидросерии.

Таким образом, динамика плотности и связанных с ней характеристик населения воробьиных птиц в ходе сукцессии растительности обнаруживает в основном те же закономерности, что и динамика видового разнообразия.

Как правило, 40—80% общего количества птиц и значений показателей, связанных с плотностью населения, приходится на долю 2-4 доминирующих по численности видов. В табл. 53, 54 приведены виды, показатели которых составляют не менее 10% плотности, биомассы и количества трансформированной энергии в среднем. В незалесенных и перемежающихся растительных сообществах ранних стадий экогенеза и демутации наборы доминирующих видов разнообразны. Как правило, виды, для которых местообитание является предпочитаемым, доминируют в составе его населения по численности и связанным с ней показателям. Ни один вид не господствует во всех открытых и перемежающихся растительных со-

обществах; чаще других в число доминантов входят лесной конек (везде, где есть участки земли без растительности, с лишайниковым или моховым покровом) и весничка (там, где есть березовая поросль или ивовые кусты).

С появлением сомкнутого древесного яруса в растительных сообществах любых рядов и стадий сукцессии основным доминирующим видом становится зяблик. На его долю приходится от 20% (в сомкнутых молодняках, пойменных лесах и рямах) до 50-60% (в лесах предклимаксной стадии экогенеза мезотрофной и евтрофной гидросерий), а в среднем по лесам - 38% плотности населения птиц и связанных с ней характеристик. Кроме зяблика, в число доминантов в низкопродуктивных лесах входит пухляк, в богатых — садовая славка и белобровик. В лесах со средним уровнем продуктивности других доминирующих видов, как правило, нет. Резкое преобладание по численности зяблика над всеми остальными лесными видами приводит к снижению выравненности распределения обилия между видами при смене незалесенных сообществ лесными, которое отмечено нами выше.

Возрастание численности птиц от нелесных местообитаний к лесным в значительной степени происходит за счет обилия зяблика. Так, если исключить его из расчетов, оказывается, что рост плотности населения птиц в ходе зарастания вырубок и гарей прослеживается только от первых стадий (открытых вырубок) до вторых (несомкнутые молодняки); далее значения колеблются около одного уровня (рис. 24).

Средняя численность собственных видов птиц в растительных сообществах разных рядов и стадий сукцессии существенно не отличается. Расчеты как для стадий отдельно взятых рядов, так и по всем рядам в совокупности не показали достоверных различий (табл. 55). Если же исключить из расчета зяблика, оказывается, что среднее обилие собственных видов в лесах меньше, чем в незалесенных местообитаниях. Обнаруживается также существенно более низкий уровень среднего обилия собственных видов птиц в предклимаксных лесах различных серий по сравнению с лесами средних стадий экогенеза евтрофной гидросерии.

Среднее обилие чужих видов немного выше на ранних и средних стадиях экогенеза и демуляции растительности (исключая открытые вырубки), чем в предклимаксных лесах. Различия среднего обилия видов во вторичных лиственных и сосновых, смешанных и темнохвойных лесах оказываются недостоверными.

Таким образом, различия плотности населения птиц растительных сообществ разных стадий сукцессии обусловлены в первую очередь разным видовым богатством населения. Средний уровень численности собственных видов остается примерно постоянным на всех стадиях; исключения составляют только наиболее продуктивные леса средних стадий евтрофной гидросерии, где этот показатель выше. Среднее обилие "чужих" видов растет в ходе демуляции от открытых вырубок к молоднякам, ко взрослым лесам вновь снижается; в ходе экогенеза уменьшается от ранних и средних стадий к поздним.

Около трети населения птиц в лесах приходится на долю зяблика. Если исключить его из расчетов, различия плотности населения птиц лесных и нелесных растительных сообществ становятся несущественными, так как при большем видовом богатстве лесное население характеризуется меньшим средним обилием видов. Разница в плотности населения лесов с разной продуктивностью растительности также в значительной степени обусловлена обилием зяблика.

Пространственная структура и организация населения птиц

Для выявления пространственно-типологической структуры населения воробьиных птиц применены методы автоматической классификации, основанные на оценке сходства-различия каждой пробы птичьего населения со всеми остальными (Трофимов, 1978; Трофимов, Равкин, 1980). Помимо вариантов населения птиц разных стадий и серий сукцессии растительности в выборку включены варианты агроценозов: полей и сеяных лугов.

При включении в анализ данных о численности всех учтенных видов птиц все 33 рассмотренные пробы птичьего населения оказались сгруппированы в 7 классов. На рис. 25а показана схема сходства классов друг с другом: расстояние между классами примерно обратно пропорционально их сходству, рядом с номером класса указано (в виде индекса) среднее внутриклассовое сходство проб. Верхний вертикальный ряд отражает различия населения воробьиных птиц лесов с разной продуктивностью растительности. Класс 1 включает все варианты населения лесов ксеросерии и олиготрофной гидросерии (кустарничково-во-сфагновые и лишайниковые сосняки), кроме одного. Во второй класс входят пробы кустарничково-зеленомошного сосняка ксеросерии, а также различных — сосновых, мелколиственных, смешанных, темнохвойных — лесов предклимакса мезотрофной гидросерии. В третий — пробы кустарничково-разнотравных и высоко-травных лиственных, смешанных и еловых лесов средней и поздней стадии евтрофной гидросерии. Четвертый класс представлен одним вариантом населения птиц — высокотравных ольхово-вязовых лесов средней стадии экогенеза евтрофной гидросерии. Три оставшиеся класса включают население птиц нелесных местообитаний. В 5 класс входят пробы по вырубкам и несомкнутым молоднякам всех демулационных рядов, а также по сфагновому болоту начала олиготрофной гидросерии. Для всех этих местообитаний характерен разреженный кустарничковый или злаково-кустарничковый покров. К шестому классу отнесены сообщества осоковых болот — ранних и злаковых лугов — поздних стадий экогенеза евтрофной гидросерии. Седьмой класс включает варианты населения птиц агроценозов.

Значительная доля сходства-различия вариантов птичьего населения определяется численностью доминирующего во всех лесах зяблика. Она обуславливает близость проб различных лесов друг к другу и резкие различия между лесными и нелесными вариантами. Чтобы отчетливее выявить влияние остальной массы менее обильных и более узко распро-

Таблица 51. УЧАСТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Жизненная форма	Сомкнутые молодняки				Взрослые леса	
	X	Но	Нт	Не	X	Но
	1	1	1	3	1	1
ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ						
Истинные собиратели и собиратели-преследователи с ветвей	11	28	30	22	15	10
Собиратели-извлекатели с ветвей	28	13	7	3	26	25
Собиратели-извлекатели со стволов	-	-	-	-	-	-
Собиратели зарослей кустарника и нижних лесных пологов	-	-	2	15	-	-
Собиратели жесткостебельных травянистых зарослей	-	-	1	-	-	-
Наземные истинные собиратели	5	14	8	3	8	21
Наземные проникающие собиратели	-	-	7	5	0,9	1
Наземные собиратели-извлекатели	-	-	-	3	2	2
Подсти релат ели на поверхностях и в воздухе	18	14	5	1	6	11
ПОТРЕБИТЕЛИ СМЕШАННЫХ КОРМОВ						
Собиратели с ветвей	36	24	35	46	33	24
Собиратели с земли	1	4	4	-	0,7	3
ПОТРЕБИТЕЛИ СЕМЯН						
Собиратели-извлекатели семян из соплодий	1	3	1	2	8	3

X - ксеросерия; Но, Нт, Не - олигот[^]Фная' мезотрофная, евтрофная стадии экогенеза. 1 - сосновые и березой^{оо}СОСНОВЫе леса; 2 - березняки; 3 - хвойные леса; 6 — вязово-ольховые леса

(Таблица 51. Продолжение) В СОСТАВЕ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ
ЛЕСОВ, %

Взрослые леса											
Нм				Не - поздние стадии				Не - средние стадии			
1	2	4	5	2	3	4	5	6	3	4	5
37	32	34	11	40	33	30	30	9	32	20	27
11	3	7	11	1	1	2	7	3	3	8	7
-	0,9	~	2	-	-	0,5	0,8	0,1	-	0,2	0,5
-	3	2	-	9	6	3	0,8	24	21	19	7
-	-	-	-	-	-	-	-	9	0,9	2	0,5
7	4	5	-	3	0,6	1	0,2	-	-	0,2	-
3	8	8	7	5	12	11	7	6	3	2	10
0,5	-	4	0,3	0,8	-	6	0,9	17	9	7	2
2	8	4	2	0,4	1	4	2	2	0,9	4	5
28	39	33	60	40	45	42	43	23	22	33	35
0,9	-	-	-	0,4	-	-	-	0,9	-	-	-
10	3	4	7	0,6	1	0,6	8	6	9	5	6
гидросерии; там, где не указано иначе, рассмотрены поздние осинники; 4 - смешанные (лиственно-хвойные) леса; 5 - темно-											

Таблица 52. КЛАССИФИКАЦИЯ ВАРИАНТОВ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ПО УЧАСТИЮ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Варианты населения птиц	Жизненные формы, доминирующие по численности (> 10% населения) .
1. Население птиц не лесных растительных сообществ	Различные собиратели корма с поверхности земли
1.1. Вырубок, несомкнутых молодняков и моховых болот	Наземные истинные собиратели и собиратели-преследователи - около 1/2 населения; подстерегатели
1.1.а. Открытых вырубок и болот	То же
1.1.б. Сосновых и сосново-березовых несомкнутых молодняков	То же и собиратели-преследователи беспозвоночных с ветвей
1.1.в. Осиновых и осиново-березовых несомкнутых молодняков	То же (п. 1.1.) и истинные собиратели беспозвоночных с кустарниковых зарослей
1.2. Злаковых лугов	Наземные истинные собиратели и собиратели-преследователи - около 1/3 населения; наземные собиратели смешанных кормов
1.3. Осоковых болот	Наземные собиратели смешанных кормов; собиратели беспозвоночных с жесткобелого высотравья
2. Население птиц лесов	Собиратели беспозвоночных на ветвях - истинные и преследователи - 1 /4-1 /3 населения; древесные собиратели смешанных кормов — 1 /3-1 /2.
2.1. Сосняков ксеросерии и олиготрофной гидросерии (низкая продуктивность растительности)	То же и собиратели-извлекатели беспозвоночных с ветвей, подстерегатели беспозвоночных
2.2. Влажнотравных лесов средних стадий евтрофной гидросерии (высокая продуктивность)	То же (п. 2) и собиратели беспозвоночных с кустарниковых зарослей, наземные проникающие собиратели и наземные собиратели-извлекатели беспозвоночных
2.3. Мохово- и разнотравно- кустарниковых лесов предклимаксовых стадий мезотрофной и евтрофной гидросерий (средняя продуктивность)	Только формы, названные в п.2; сравнительно часты наземные проникающие собиратели и наземные собиратели-извлекатели беспозвоночных

Таблица 53. ВИДЫ ПТИЦ, ДОМИНИРУЮЩИЕ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ДЕМУТАЦИОННЫХ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (> 10% в среднем по плотности, биомассе и количеству трансформированной энергии)

Стадия демутации						
Серия и стадия экогенеза	Вырубки, луга	Несомкнутые мрлдняки	Сомкнутые молодняки	Взрослые леса		
				Сосновые или мелколиственные	Смешанные	Темнохвойные
Ксеросерия	Лесной конек Белая трясогузка Жулан	Лесной конек Обыкновенная овсянка	Зяблик Пухляк Серая мухоловка	Зяблик Пухляк		
Олиготрофная гидросерия	Лесной конек Белая трясогузка Жулан	Лесной конек Весничка	Зяблик Лесной конек Весничка	Зяблик Пухляк		
Мезотрофная гидросерия	Лесной конек Белая трясогузка Жулан	Лесной конек Белобровик Полевой жаворонок	Зяблик Лесной конек Весничка	Зяблик	Зяблик	Зяблик
Евтрофная гидросерия: предклимакс	Вырубки: Лесной конек Белая трясогузка Жулан	Лесной конек Белобровик Садовая славка Серая славка	Зяблик	Зяблик Трещотка Зарянка	Зяблик	Зяблик
	Луга: Желтая трясогузка Дубровник Весничка					
Евтрофная гидросерия: средняя стадия		Нет данных		Зяблик Садовая славка Белобровик	Зяблик Садовая славка Белобровик	Зяблик

Таблица 54. ВИДЫ ПТИЦ, ДОМИНИРУЮЩИЕ В СООБЩЕСТВАХ РАННИХ СТАДИЙ ЭКОГЕ- НЕТИЧЕСКОЙ СУКЦЕССИИ (> 10% в среднем по плотности, биомассе и количеству трансформированной энергии)

Олиготрофная гидросерия	Мезотрофная гидросерия	Евтрофная гидросерия
Лесной конек Зяблик Луговой чекан	Лесной конек Зяблик Пухляк	Барсучок Белая трясогузка Весничка

страненных видов, была проведена оценка структуры населения птиц с исключением видов-эвритопов — зяблика и пухляка. Как показано на рис. 256, ряд проб населения лесных птиц, связанных с изменением продуктивности, при таком анализе сохраняется, хотя связь между классами

становится менее тесной. Он принимает следующий вид: лишайниковые сомкнутые сосновые молодняки ксеросерии (класс 1) - сфагновые молодые и взрослые сосняки олиготрофной гидросерии (кл. 2) — кустарничково-зеленомошные сосняки поздних стадий экогенеза ксеросерии и мезотрофной гидросерии (кл. 3) - мохово- и разнотравно- кустарничковые мелколиственные, смешанные и темнохвойные молодые и взрослые леса предклимаксных стадий мезотрофной и евтроф- ной гидросерии (кл. 4) - высокотравные лиственные, смешанные и темнохвойные леса средних стадий экогенеза евтрофной гидросерии (кл. 5). Варианты населения птиц нелесных местообитаний образуют второй горизонтальный ряд, связанный с различиями структуры и продуктивности напочвенного растительного покрова. К классу 7 отнесены несомкнутые кустарничково-сфагновые молодняки олиготрофной гидросерии, к классу 8 — варианты населения птиц всех вырубок и несомкнутых молодня- ков остальных демулационных рядов. Класс 9 включает население птиц осоковых болот начала экогенеза евтрофной гидросерии, класс 10 - злаковых лугов конца экогенеза той же серии и сеяных злаковых лугов. Моховые болота начала экогенеза олиготрофной и мезотрофной гидросерий занимают промежуточное положение между сфагново-кус- тарничковыми сосняками и пустошными местообитаниями. Птичье население полей выделяется в отдельный класс 11.

Воздействие факторов среды на птичье население проявляется в виде неразделимых сочетаний — природных режимов. Степень совпадения сочетаний факторов среды и неоднородности населения птиц создает представление о пространственно-типологической организации населения. Совокупность природных режимов определяет 80% дисперсии вариантов птичьего населения (табл. 56), что позволяет считать набор выделенных режимов достаточно полным.

Таким образом, по нашим данным, как и по данным предыдущих исследователей, во всех сукцессионных рядах отмечается тенденция увеличения разнообразия и показателей массы птичьего населения (численности,

биомассы, количества трансформированной энергии) от ранних стадий к поздним. В основе роста всех показателей лежит, в первую очередь, увеличение видового богатства.

Видовой состав птичьего населения каждого местообитания включает собственные виды, для которых оно лежит вблизи биотопического оптимума, и чужие виды, для которых обитание в данном сообществе неблагоприятно и в значительной мере случайно. Закономерности пространственной динамики разнообразия собственных и чужих видов различны. Так, число собственных видов в сообществе зависит от структурной сложности растительности и сроков естественной жизни фитоценоза. Различаются "эфемерные" типы растительности - вырубки, молодняки, вторичные леса, имеющие мало собственных видов птиц, и "долгоживущие" - коренные, к которым адаптирована основная часть орнитофауны. Разнообразие чужих видов зависит в первую очередь того, насколько распространены в районе биотопы с похожей структурой растительности.

Возрастание разнообразия и массы населения птиц в ходе сукцессии растительности происходит в основном за счет увеличения числа собственных видов птиц. Среднее обилие собственных видов в разных биотопах, как правило, существенно не отличается. Чужие виды и виды из соседних биотопов могут маскировать это возрастание, а также вызывать локальные подъемы на переходных стадиях, например, в молодняках на зарастающих вырубках и гарях.

Состав жизненных форм птичьего населения определяется особенностями структуры растительности. По этому показателю можно выделить три варианта населения птиц открытых биотопов - пустошей (вырубок, несомкнутых молодняков и моховых болот), осоковых болот и злаковых лугов. Население лесов разного типа по составу жизненных форм птиц имеет друг с другом значительно больше сходства, чем различий. Однако, одни и те же жизненные формы в разных лесах часто представлены различными видами. Если группировать варианты населения птиц лесов с учетом состава и численности видов, можно выделить три типа - население низкопродуктивных сухих и заболоченных сосновых лесов, население лесов различного состава со средней продуктивностью растительности, и население богатых влажнотравных лесов. В то же время, каждый структурный тип населения открытых местообитаний представлен одним набором видов птиц.

По-видимому, на разнообразие видов птиц в разных растительных сообществах оказывает влияние, помимо остальных факторов, также соотношение их площадей в регионе в течение длительного исторического периода времени. Как объяснить, почему, например, в лесах олиготрофной и мезотрофной гидросерий района работ одни и те же виды птиц к поздним. В основе роста всех показателей лежит, в первую очередь, увеличение видового богатства.

Видовой состав птичьего населения каждого местообитания включает собственные виды, для которых оно лежит вблизи биотопического опти-

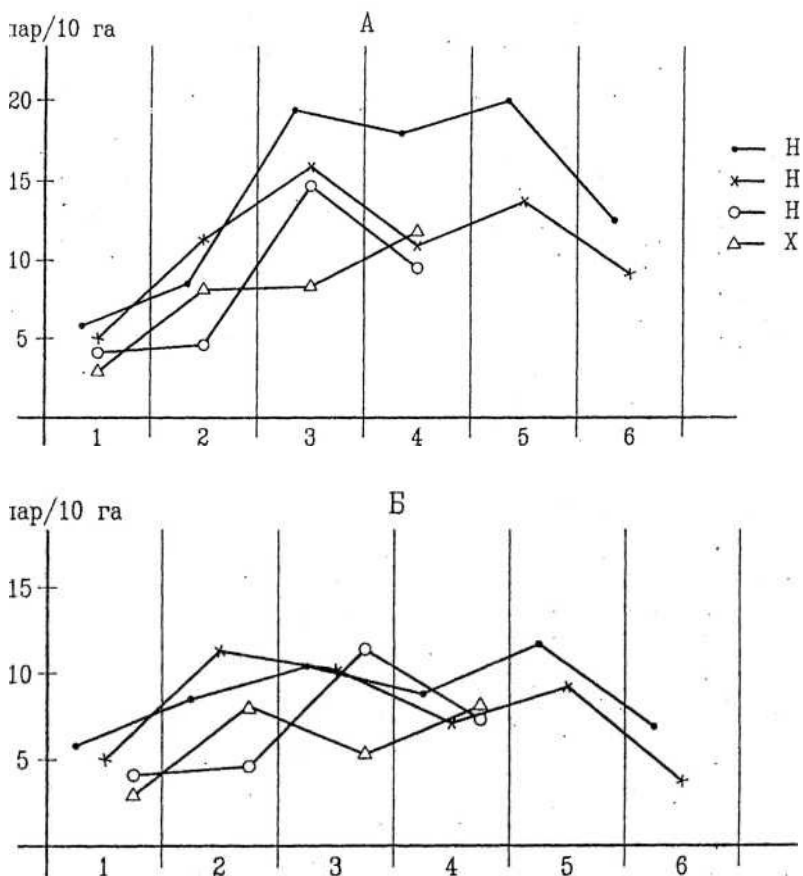


Рис. 24. Изменение плотности населения воробьиных птиц в ходе демутиацион-ных смен растительности.

А - с учетом всех встреченных видов; Б - без учета яблоска.

Х, Нх, Нт, Не - стадии демутиации предклимакса соответственно ксеросе-рии, олиготрофной, мезотрофной и евтрофной гидросерий.

1 - открытые вырубki, луга; 2 - несомкнутые молодняки; 3 - сомкнутые молодняки; 4 - сосновые и мелколиственные леса; 5 - смешанные леса; 6 - темнохвойные леса

му, и чужие виды, для которых обитание в данном сообществе неблагоприятно и в значительной мере случайно. Закономерности пространственной динамики разнообразия собственных и чужих видов различны. Так, число собственных видов в сообществе зависит от структурной сложности растительности и сроков естественной жизни фитоценоза. Различаются "эфемерные" типы растительности - вырубki, молодняки, вторичные леса, имеющие мало собственных видов птиц, и "долгоживущие" - коренные, к которым адаптирована основная часть орнитофауны. Разнообразие чужих видов зависит в первую очередь того, насколько распространены в

Таблица 55. СРЕДНЕЕ ОБИЛИЕ ВИДОВ ПТИЦ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИХ РАЗНЫЕ СТАДИИ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ИЗБЕГАЮЩИХ ИХ (пар/10 га)

Серия и стадия сукцессии	"Собственные" виды		"Чужие" виды
	С учетом всех видов	Не считая зяблика	
Поздние стадии экогенеза всех серий			
Вырубки, луга Несомкнутые молодняки Сомкнутые молодняки Взрослые леса	1,1 ±0,22 1,0±0,22 1,3±0,1 1,0±0,1	0,8±0,05 0,6±0,08	0,28 ±0,04 0,54 ±0,1 5 0,35 ±0,08 0,30±0,05
Средние стадии экогенеза евтрофной гидросерии (леса)	1,4± 0,3	1,0± 0,2	0,48 ±0,1 0
Ранние стадии экогенеза всех серий	1,3±0,4	-	0,61 ±0,12

районе биотопы с похожей структурой растительности.

Возрастание разнообразия и массы населения птиц в ходе сукцессии растительности происходит в основном за счет увеличения числа собственных видов птиц. Среднее обилие собственных видов в разных биотопах, как правило, существенно не отличается. Чужие виды и виды из соседних биотопов могут маскировать это возрастание, а также вызывать локальные подъемы на переходных стадиях, например, в молодняках на зарастающих вырубках и гарях.

Состав жизненных форм птичьего населения определяется особенностями структуры растительности. По этому показателю можно выделить три варианта населения птиц открытых биотопов - пустошей (вырубок, несомкнутых молодняков и моховых болот), осоковых болот и злаковых лугов. Население лесов разного типа по составу жизненных форм птиц имеет друг с другом значительно больше сходства, чем различий. Однако, одни и те же жизненные формы в разных лесах часто представлены различными видами. Если группировать варианты населения птиц лесов с учетом состава и численности видов, можно выделить три типа - население низкопродуктивных сухих и заболоченных сосновых лесов, население лесов различного состава со средней продуктивностью растительности, и население богатых влажнотравных лесов. В то же время, каждый структурный тип населения открытых местообитаний представлен одним набором видов птиц.

По-видимому, на разнообразие видов птиц в разных растительных сообществах оказывает влияние, помимо остальных факторов, также соотношение их площадей в регионе в течение длительного исторического периода времени. Как объяснить, почему, например, в лесах олиготрофной

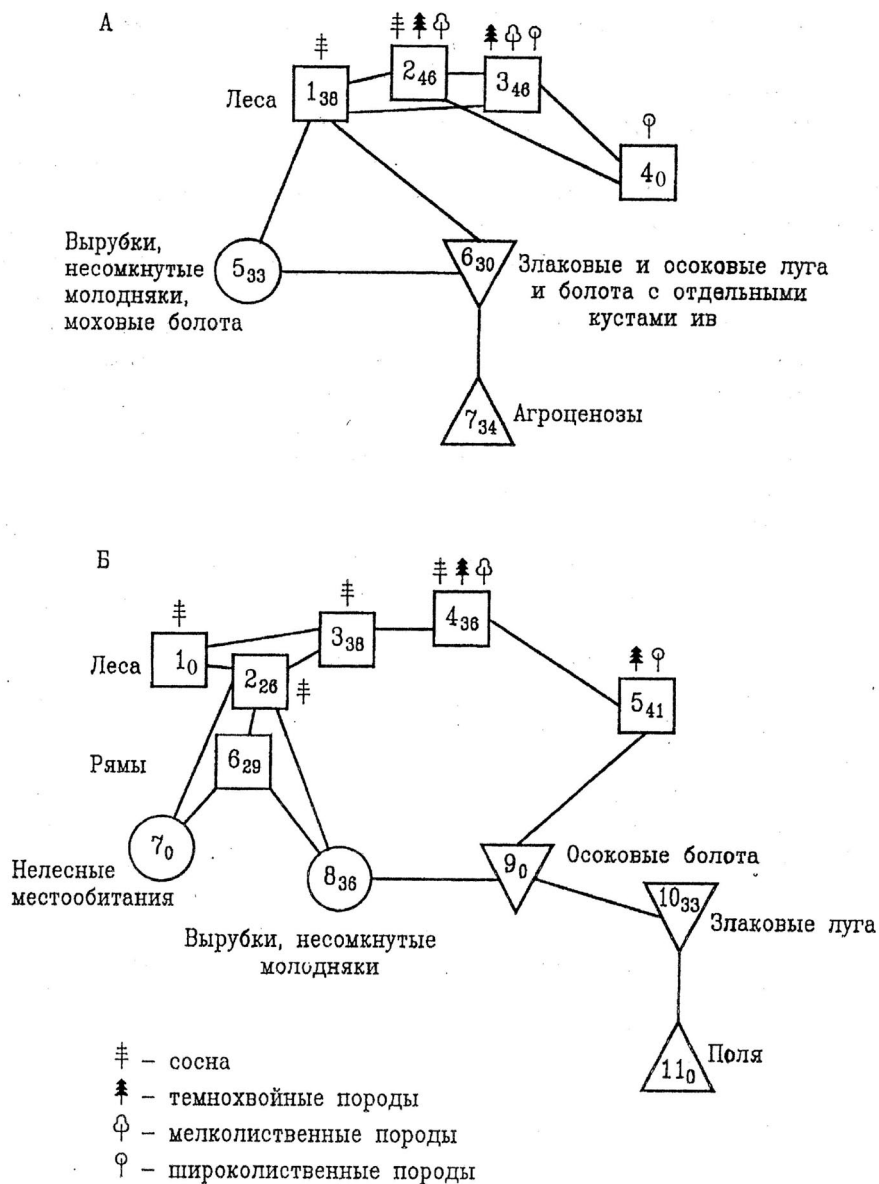


Рис. 25. Пространственно-типологическая структура населения воробьиных птиц. А - с учетом всех встреченных видов; Б - без учета зяблика.

1-7 — номера классов (состав классов приведен в тексте); мелкие цифры (индексы) - значения внутриклассового сходства; расстояния между классами примерно обратно пропорциональны их сходству

**Таблица 56. ПРИРОДНЫЕ РЕЖИМЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ
ТЕРРИТОРИАЛЬНУЮ НЕОДНОРОДНОСТЬ ГНЕЗДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ**

№ группы	Природные режимы	Доля учтенной дисперсии, %
1	1. Лесов	58
	2. Незалесенных мохово-кустарничковых местообитаний	
	3. Незалесенных травянистых (злаковых и осоковых) местообитаний	
	4. Агроценозов	
2	1. Взрослых низкопродуктивных сосновых лесов (ксеросерии, олиготрофной гидросерии)	22
	2. Взрослых сосновых лесов со средней продуктивностью (предклимаксная стадия мезотрофной гидросерии)	
	3. Темнохвойных, смешанных и лиственных лесов со средней продуктивностью (предклимаксные стадии мезотрофной и евтрофной гидросерий)	
	4. Высокопродуктивных взрослых лесов и молодняков средних стадий экогенеза и демуляции евтрофной гидросерии	
	5. Несомкнутых молодняков и сосновых рямов ксеросерии, мезотрофной и олиготрофной гидросерий	
	6. Вырубок	
	7. Злаковых лугов	
	8. Осоковых болот	
	9. Полей	
	Всего	80

и мезотрофной гидросерий района работ одни и те же жизненные формы представлены разными видами, а на болотах и вырубках тех же рядов виды птиц в основном одни и те же? Доля лесов от общей площади района работ составляет 2/3, а пригодные для них экотопы занимают более 80%. В то же время на олиготрофные и мезотрофные болота приходится единицы процентов площади, из них на осоково-сфагновые мезотрофные — меньшая часть. В связи с этим существование видов птиц, приуроченных к мезотрофным болотам, в районе работ в соответствии в принципе Олли (Одум, 1975) оказывается затрудненным, так как их популяции разрежены и малочисленны.

Та же самая закономерность, видимо, действует и в отношении других нелесных местообитаний; это вынуждает виды открытых пространств использовать большее число различных биотопов.

Значительное сходство населения птиц разных лесов друг с другом обуславливается также наличием общего вида-доминанта - зяблика, на долю которого приходится 20-50% численности всех лесных птиц. Резкое доминирование зяблика обуславливает падение выравненности распределения обилия между видами от открытых биотопов к лесам. За счет этого среднее обилие специализированных видов птиц в лесах по сравнению с нелесными биотопами меньше.

Таким образом, характер населения птиц различных стадий сукцессии соответствует структурно-физиономическим особенностям растительности и ее продуктивности. Картины изменения населения птиц и растительности в ходе сукцессионных смен биоценозов существенно различаются. Варианты населения птиц ранних нелесных стадий экогенеза и демуляции обнаруживают больше сходства друг с другом, чем с вариантами поздних стадий соответствующих рядов — лесными. Демутационная смена орнитоценозов на вырубках и гарях разных типов, отраженная сходством населения птиц, представляется в виде нескольких рядов, расходящихся от практически одинакового населения ранних стадий к несходным лесным вариантам. Население птиц в растительных сообществах начала экогенеза олиготрофной и мезотрофной гидросерий сходно. К поздним лесным стадиям различия существенно увеличиваются. Орнитоценоз начала евтрофной гидросерии, напротив, существенно отличается от вариантов начала экогенеза других серий; различия сглаживаются к поздним лесным стадиям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из различных особенностей местообитаний наибольшее значение для птиц имеет структура растительности, от которой зависит возможность охоты и передвижения. В понятие структура растительности можно включить весьма внушительный список параметров: это наличие и густота травянистого покрова, толщина и жесткость стеблей образующих его растений, их высота; наличие и густота подроста, подлеска; толщина периферических ветвей деревьев, густота их крон и сомкнутость древесного полога; особенности стволов — трещиноватые они или гладкие, и т.п. Однако, с учетом всех этих параметров “с точки зрения” воробьиных птиц выделяется не большое число вариантов местообитаний, физиономически очень хорошо различимых. Среди открытых биотопов это: пустоши, где можно свободно бегать по поверхности земли или мохового ковра или высматривать с присады далеко видных беспозвоночных; разнотравно-злаковые луга, на которых бегать по земле или охотиться с присады сложнее — мешают трава, но лазать по большинству стеблей еще нельзя; жесткостебельные заросли из осоки или двудольного высокотравья, где селятся птицы, лазающие по стеблям травянистых растений в их толще или у земли. В лесах самое главное — само по себе наличие древостоя, и там, где он есть, присутствует и определенный набор жизненных форм воробьиных птиц, общий для всех лесных местообитаний. Однако, различия между лесами по птичьему населению также довольно существенны, хотя они и менее резкие, чем между разными вариантами нелесных биотопов. Выделяются низкопродуктивные сосновые леса — без подроста и подлеска, разреженные, хорошо просматривающиеся; богатые лиственные, еловые и смешанные, где в древостое присутствуют широколиственные породы, в напочвенном покрове — высокая и густая трава, развит лиственный подрост и подлесок; и средние по продуктивности, с древостоем различного состава — мелколистственным, сосновым, еловым, смешанным, но обязательно с хотя бы небольшой примесью березы и осины, с подростом ели и напочвенным покровом, в котором чередуются открытые и труднодоступные участки.

Деревья различаются птицами в первую очередь также по структурным параметрам: толщине, густоте веток, наличию хвои, определяющим удобство передвижения и способы охоты, которые могут быть на этих породах использованы. Однако, эти черты имеют значение в основном для специализированных видов-кронников — пеночек, синиц и короляка. Для остальных птиц они не важны, поэтому состав древесных пород не оказывается в числе главных факторов, определяющих биотопическую неоднородность птичьего населения в гнездовой период.

Для каждого из четырех типов открытых местообитаний птиц характерен свой набор жизненных форм и видов. В разных лесах наборы жизненных форм обнаруживают больше сходства, чем различий. Видовой же состав в трех лесных вариантах разный. Одни и те же жизненные формы представлены в разных лесных орнитоценозах разными видами. Кроме

того, для лесов характерно небольшое число видов-эвритопов, живущих везде, где есть древесный ярус. К таким видам относятся зяблик и пухляк.

Набор видов птиц, предпочитающих один и тот же биотоп, в подавляющем большинстве случаев состоит из представителей разных жизненных форм. Поскольку в одна жизненная форма представлена обычно в основном родственными видами, получается, что родственные виды птиц предпочитают разные биотопы. Если же биотопические оптимумы видов, принадлежащих к одному роду или семейству, совпадают, разделение ресурсов между ними осуществляется за счет выбора разных кормовых микроместообитаний. Таким образом, кормопоисковые оптимумы родственных видов всегда пространственно разделены — либо на уровне биотопов, либо на микростациональном уровне. Исключение, возможно, составляют некоторые виды семенных вьюрковых. Однако изучение кормового поведения лесных вьюрковых в гнездовой период показало, что они используют в это время не только разные микроместообитания, но и различные стратегии кормодобывания, отличающиеся от основных специфичных для группы способов охоты.

На примере нескольких модельных видов - мухоловки-пеструшки, пеночек, зяблика мы рассмотрели, как влияют особенности местообитаний на кормодобывание. Показано, что от структуры растительности зависят добычливость охоты и (или) энергозатраты на поимку одной жертвы. Качество кормовых объектов также меняется по биотопам.

Продуктивность местообитаний может увеличивать или уменьшать жесткость требований, предъявляемых птицами к его структуре. Так, в наиболее богатом кормом биотопе мухоловка-пеструшка использует небольшой набор кормовых микростаций и маленькие охотничьи территории; в низкопродуктивном лесу и то и другое увеличивается. Однако там, где продуктивность растительности высока, но структура ее не позволяет охотиться достаточно эффективно, условия жизни вида оказываются наихудшими. Зависимость пространственных изменений птичьего населения от богатства минерального питания растений (почвенного плодородия), которая отмечается очень многими исследователями, определяется, по-видимому, в основном не изменением продуктивности, а различиями структурных параметров фитоценозов.

Низкие кормовые качества местообитаний отрицательно сказываются на размножении птиц. Например, у мухоловки-пеструшки от биотопического оптимума к пессимуму уменьшается размер кладки, успешность выкармливания птенцов, а сроки размножения сдвигаются на более поздние. Птенцы в пессимальных биотопах по сравнению с оптимальными растут медленнее, дольше остаются в гнезде и при вылете имеют меньший вес. У трещотки также отмечены биотопические различия в сроках размножения; кроме того, в пессимуме большая часть территориальных самцов не приобретает самок и из размножения исключается.

Неблагоприятные особенности "плохих" биотопов сказываются на птицах не всегда одинаково. В полной мере они проявляются лишь в от-

дельные неблагоприятные периоды. Так, в годы с ровной теплой погодой успех размножения мухоловки-пеструшки в оптимальных и пессимальных биотопах может быть одинаковым. И лишь при затяжных дождях и холоде, когда потребности птенцов в корме значительно увеличиваются, а добывать его становится труднее, в худших местообитаниях взрослые птицы не справляются с выкармливанием птенцов. И в этом случае гибнут не все, а в первую очередь птенцы самок-одиночек, которые встречаются у мухоловок-пеструшек сравнительно часто из-за склонности самцов к полигинии.

Неблагоприятные периоды в жизни птиц оказывают лимитирующее влияние на формирование биотопического распределения. Не все элементы среды, определяющие пространственное распределение вида, нужны его представителям постоянно. Часть из них бывает необходима только весной, в самом начале гнездования (например, взрослые хвойные деревья, присутствующие на всех гнездовых территориях пеночки-теньковки), или во время резкого ухудшения погоды. Из-за того, что птицы в гнездовой период привязаны к территории, лимитирующие периоды могут лишать их возможности занять участки, во все остальное время вполне пригодные для обитания.

Таким образом, значительная часть кормовых ресурсов птиц большинство времени оказывается избыточной. Это объясняет отсутствие жестких, явно выраженных конкурентных отношений между видами птиц из-за пищи. Тот факт, что конкуренция не определяет распределения по местообитаниям и микростациям птиц, живущих в условиях нестабильной среды, отмечен многими исследователями (например: Рябицев, Головатин, 1982; Головатин, 1988; Rotenberry, 1980; Rotenberry, Wiens, 1980). Случаи выраженной интерференционной

конкуренции между даже близкородственными видами птиц, обитающих в районе работ, редки. Так, межвидовую территориальность можно наблюдать в очень небольшом числе пар видов, среди которых садовая славка и Черноголовка (Garsia, 1983), садовая и болотная камышевка. В то же время во множестве пар сходных видов птицы не обращают друг на друга никакого внимания, свободно уживаясь в одном местообитании. Это характерно для всех пеночек, мухоловок, вьюрковых (в том числе вьюрка и зяблика), дроздов, трясогузковых. Развеска дуплянок, увеличивающая численность дуплогнездников, на обилие остальных видов влияния не оказывает (East, Perrins, 1988, а также наши данные).

Между видами, гнездящимися вместе в одном биотопе, нет постоянного разделения ресурсов, хотя значительная часть их относится к разным жизненным формам и обладает различными специфическими способами кормодобывания. Так, совершенно непохожие друг на друга птицы могут выкармливать птенцов массовыми кормами, собранными в одних и тех же микростациях. Такая ситуация представляется нам достаточно типичной для района работ. Птицы при этом охотятся неспецифическим способом, например, путем собирания легкодоступных кормовых объектов. Специализированные кормовые стратегии как бы "остаются про запас" и исполь-

зуются в критические для птиц периоды.

Избыточностью кормовых ресурсов определяется возможность существования лесных видов - зяблика и пухляка), отличающихся от видов-специалистов более изменчивым кормовым поведением. Для зяблика характерна сезонная смена кормопоисковых стратегий, позволяющая ему использовать в различные периоды разные, но всегда наиболее распространенные и доступные кормовые микро-станции. Весной и осенью, когда травянистая растительность не мешает передвижению по земле, он охотится как наземник - собиратель животных и растительных кормов; летом использует периферические части крон деревьев. Смена кормовых стратегий по сезонам и использование выгодных микростаций позволяет зяблику достигнуть рекордных по сравнению с другими видами показателей численности. Изменчивость кормового поведения пухляка носит ситуационный характер. Предпочитаемые кормовые микростанции этого вида меняются по биотопам, сезонам, а также различаются географически. В зимний период отмечены случаи конкуренции между пухляком и специализированными видами синиц, проявляющиеся при ухудшении погоды. Пухляк при этом оказывается "потерпевшей стороной" (Lens, Dhondt, 1990).

Временная изменчивость имеет большое значение для птиц не только применительно к кормовым ресурсам внутри одного биотопа. В формировании биотопической неоднородности птичьего населения она также играет существенную роль. На основании анализа сходства биотопического распределения птиц (в основном по совпадению биотопических оптимумов), выделено семь основных орнитокомплексов, соответствующих местообитаниям с разной структурой растительности (четыре - для открытых биотопов, три - для лесных). Биотопические оптимумы птиц оказываются в подавляющем большинстве приурочены к относительно стабильным, длительно существующим местообитаниям. Это либо коренные леса предклиматских стадий экогенеза, либо субклиматские сообщества — болота, пойменные луга и леса, в которых сукцессионные смены растительности заблокированы или очень сильно заторможены действием экзогенных нарушающих факторов. Короткоживущие биотопы - зарастающие гари, молодняки, вторичные леса - предпочитающих их видов не имеют или имеют, но в значительно меньшем числе, чем долгоживущие. Такие биотопы заселяются видами соседних сукцессионных стадий или птицами, предпочитающими биотопы с похожей структурой растительности. Если в районе появляется местообитание, не имеющее структурных аналогов среди природной растительности, то местные птицы его избегают. В качестве примера можно привести агроценозы и населенные пункты, птичье население которых в основном состоит из пришлых, приведенных видов.

Состав и разнообразие видов воробьиных птиц, образующих население в каждом местообитании, зависит в первую очередь от трех параметров: структуры растительности, времени существования фитоценоза (долгоживущий он или эфемерный) и характера его окружения - общего облика

растительности района. В последнем имеет значение, много ли в районе биотопов с похожей растительностью: чем их больше, тем более высокое разнообразие видов может ожидать в каждом из них. Кроме того, на разнообразие видов птиц в разных растительных сообществах оказывает влияние, по-видимому, также соотношение их площадей в регионе в течение длительного исторического периода времени.

ЛИТЕРАТУРА

Андриевский И.В. Плотность населения некоторых видов птиц в смешанном лесу // Мат-лы IV научн. конф. зоологов пединститутов. 1970. С. 325.

Анорова Н.С. Факторы, определяющие успех размножения мухоловки-пеструшки // Орнитология. 1984. № 19. С. 100-112.

Бардин А.В. Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы (*Parus cristatus* L) // Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц АН ЭССР. 1983. С. 43-69.

Беднорз Я. Первичная сукцессия сообществ гнездящихся птиц южного побережья Балтийского моря // XVIII Междунар. орнитол. конгресс. Тезисы докл. и стенд, сообщ. 1982. С. 129.

Благосклонов К.Н. Особенности гнездования птиц-дуплогнездников в искусственных гнездовьях // Перелеты птиц в Европейской части СССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. 1953. С. 10-11.

Боголюбов А.С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи в лесах Подмоскovie // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. II. С. 1664-1674.

Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. Зимнее пространственное распределение воробьиных птиц по микро- и макроместообитаниям // Экология. 1987. № 3. С. 53-57.

Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. Временная динамика численности и компоновки пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. 1990. С. 64-78.

Богуйски З., Беднорз Я. Вторичная сукцессия сообществ птиц в сухих сосновых лесах в Польше // XVIII Междунар. орнитол. конгресс. Тезисы докл. и стенд, сообщ. 1982. М.: Наука. С. 134.

Будниченко А.С. О составе и некоторых вопросах экологии авифауны Костромской области // Науч. труды Курского гос. пед. ин-та. Вопросы паразитол., экол. и физиол. животных. Т. 26 (119). 1974. С. 50-97.

Бурский О.В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 108-141.

Бутьев В.Т. Влияние возраста лесных насаждений на численность и размещение птиц в условиях Московской области // III научн. конф. зоологов пед. ин-тов РСФСР. Тез. докл. Краснодар, 1964. С. 140-142.

Вартапетов Л.Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 240 с.

Васильевская В.Д. Почвы южнотаежного Заволжья в пределах Костромской области // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М.: 1989. С. 5-35.

Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценоотическое значение). Новосибирск: Наука, 1980. 264 с.

Гаврилов В.М. Биоэнергетика миграций // Методы изучения миграций

птиц. Мат-лы Всесоюзной школы-семинара. М.: Наука, 1977. С. 7-16.

Головатин М.Г. Трофические ниши некоторых воробьиных птиц в Южной Субарктике // Изучение и охрана птиц в экосистемах севера. Владивосток, 1988. С. 48-50.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России // М.: изд-во "Аргус". 1995. 558 с.

Губин А.Г., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. Экологические особенности дроздов рябинника (*Turdus pilaris*) и белобровика (*T. iliacus*) в местах совместного обитания // Современная орнитология. М.: Наука, 1990. С. 117-121.

Данилов Н.Н. Изменения в орнитофауне зарастающих вырубок на Среднем Урале // Зоол. журн. 1958. Т. 37. № 12. С. 1898—1903.

Дольник Т.В. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зяблком // Популяционная экология зяблика. Труды зоол. ин-та. Т. 90. Л.: "Наука", 1982. С. 18-40.

Дольник В.Р., Дольник Т.В. Затраты времени и энергии на добывание пищи у птиц в природе. I. Цена разных приемов питания // Экология. 1987. № 1. С. 27-35.

Зубцовский Н.Е., Васильева Г.Е., Петрова Т.Г. К экологии гнездования мухоловки-пеструшки в Ильменском заповеднике // Фауна и экол. животн-ных УАССР и прилежащих р-нов. Ижевск, 1981. С. 57-66.

Зябров М.М. Динамика орнитофауны широколиственных лесов в связи со сплошными рубками // Уч. зап. Горьк. ун-та, вып. 25, сер. биол. 1954. С. 255-265.

Ильина Т.А. Суточные бюджеты времени и энергии парных и одиночных пеночек-весничек (*Phylloscopus trochilus*) в период выкармливания птенцов // Зоол. журн. 1990. Т. 70. № 2. С. 86-93.

Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. 264 с.

Калякин М.В., Смиренский С.М. К эколого-морфологической характеристике сверчков и камышевок среднего Приамурья // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. 1 съезда ВОО и 9-й Всес. орнитол. конф. Часть 1. Л.: 1986. С. 277-278.

Карпович В.И. Экология массовых обитателей искусственных гнездовий (скворца, мухоловки-пеструшки) в районе Окского заповедника // Тр. Окского гос. заповедника. 1962. Вып. 4. С. 65-176.

Коренберг Э.И. Основные черты воздействия концентрированных рубок на птиц европейских южнотаежных лесов // Зоол. журн. 1964. № 5. С. 735-743.

Кулешова Л.В. Анализ структуры птичьего населения в связи с ярусностью леса // Орнитология. Вып. 9. 1968. М.: Наука. С. 108-120.

Лазарева Н.С., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. Географическая изменчивость пространственных ниш видов синичьих стай зимой // Экология. 1988. № 4. С. 34-38.

Лихачев Г.Н. Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) и ее связь с гнездовой территорией // Тр. бюро кольцевания. Вып. 8. М. 1955. С. 40-43.

Лихачев Г.Н. Размеры кладок мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста самок // Зоол. журн. 1966. Т. 45. N2 8. С. 1267-1268.

Люлеева Д.С. Зимовки зябликов // Популяционная экология зяблика. Тр. зоол. ин-та. Т. 10. Л.: Наука, 1982. С. 162—165.

Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 281 с.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 2. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 504 с.

Морозкин А.И., Капитонов В.Д. Изменение эмбриональной смертности в связи с многолетней динамикой численности у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Современная орнитология. М.: Наука, 1990. С. 141-149.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Осмоловская В.И., Формозов А.Н. Очерки экологии некоторых полезных птиц леса // Птицы и вредители леса. М.: Изд-во МОИП, 1950.

Паевский В.А. Соотношение изменения численности и успешности размножения в популяциях зяблика и пеночки-веснички на Куршской косе // X Прибалт, орнитол. конф. Тез. докл. Т.2. Рига, 1981. С. 156—158.

Попов С.Ю., Преображенская Е.С. Динамика растительности гидросерий Приунженской низменности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 16. С-Пб, "Гидрометео-издат". 1996. С. 140-152.

Поспелов С.М. Птицы и млекопитающие ельника-черничника различных возрастов // Зоол. журн. 1957. Т. 36. N2 4. С. 603—607.

Преображенская Е.С. Меридиональная изменчивость летнего населения птиц южной тайги // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 48-69.

Преображенская Е.С. Южная тайга Волжско-ветлужского полесья // Пространственно-временная динамика животного населения. Новосибирск: Наука, 1985. С. 20-34,

Преображенская Е.С., Попов С.Ю. Растительность гарей Ветлужско-унженского междуречья // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М. 1989. С. 64-86.

Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 310 с.

Пространственно-временная динамика животного населения. Новосибирск: Наука, 1985. 205 с.

Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука* 1978. 247 с.

Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ, 1968. 461 с.

Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа

очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. 1967. С. 66-75.

Равкин Ю.С. Птицы Северо-восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.

Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.

Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны. Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.С. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 360 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 230 с.

Разумовский С.М., Тихомирова А.Л., Богач Я., Карасева Н.А. Динамика биоценозов Костромской станции // Животный мир южной тайги. М.: Наука, 1984. С. 91-122.

Растительный покров СССР. Т. I, 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 971 с. '

Рябцев В.К., Головатин М.Г. Трофические ниши воробьиных птиц в Субарктике, "принцип Гаузе" и устойчивость северных экосистем // XVIII Междунар. орнитол. конгресс. Тез. докл. и стендовых сообщ. М. 1982. С. 222.

Соколов Л.В. "Чувствительный" период в процессе формирования связи с территорией будущего гнездования у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 6. С. 887-894.

Соколов Л.В. Филопатрия перелетных птиц // Орнитология. М. 1988. № 23. С. 11-25.

Трофимов В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи' // Проблемы анализа дискретной информации. Ч. 2. Новосибирск: Наука, 1976. С. 24—36. : и

Трофимов В.А. Качественный факторный анализ матрицы связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования Социально-экономической информации. Новосибирск: Наука, 1978. С. 91 —106

Трофимов В.А., Равнин Ю.Е. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // КбИЙчественные методы в экологии и ж и **вотн** ь і х. Л.: Наука, 1980. С. 113-115.

Украинская У.А., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. Структура и компоновка пространственных экологических ниш четырех видов пеночек Приветлужья // Экология. 1993. N2 2. С. 68—76.

Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: Изд-во АН СССР. 1963. С. 337-349.

Цыбулин С.М. Птицы диффузного города. Новосибирск: Наука, 1985. 167 с.

Чертов О.Г. Экология лесных земель // Л.: Наука. 191 с.

Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1, вып. 2. М.-Л. 1938. 156 с.

Alatalo R.V., Lundberg A. Density-dependence in breeding success of the pied flycatcher (***Ficedula hypoleuca***) // J. Anim. Ecol. 1984. V. 53. № 3. P. 969-977.

Altmann J. Observational study of behaviour: Sampling methods // Behaviour. 1974. V. 79. P. 227-267.

Askenmo C. Polygyny and nest site selection in the pied flycatcher // Anim. Behav. 1984. V. 32. № 4. P. 972-980.

Askenmo C. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Ardea. 1982. V. 70. № 2. P. 189-196.

Clamens A. Role de la nourriture dans la détermination des paramètres démographiques des mésanges (*Paridae*) en chênaies vertes: résultats préliminaires // Alauda. 1987. V. 55. № 4. P. 254-266.

Conner R.N., Via J.W., Prather J.D. Effects of pine-oak clear-cutting on winter and breeding birds in Southwestern Virginia // Wilson Bull. 1979. V. 91. № 2. P. 301-316.

East M., Perrins C.M. The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broad-leaved temperate woodlands // Ibis. 1988. V. 130. № 3. P. 393-401.

Ferry C., Frochot B. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pedoncules en Bourgogne: étude de deux successions écologiques // Terre et vie. 1970. № 2. P. 153-350.

Garsia Ernest F. J. An experimental test of competition for space between blackcaps *Sylvia atricapilla* and garden warblers *Sylvia borin* in the breeding season // J. Anim. Ecol. 1983. V. 52. Ns 3. P. 795-805.

Geselius L., Grahn M., Kaliander H., Karlsson J. Habitat-related differences in clutch size of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Ann. zool. fenn. 1984. V. 21. № 3. P. 209-212.

Giershaug J.O., Jarvi T. Marriage entrapment by "solitary" mothers: a study on male deception by female pied flycatchers // Amer. Natur. 1989. V. 133. № 2. P. 273-276.

Glovacinski Z. Some Ecological Parameters of Avian Pine Communities in the Successional Series of a Cultivated Pine Forest // Bull. de l'academie polonaise des Sciences. Serie des sciences biologiques. Cl. 2. V. 27. Ns 3. P. 169-177.

Haapanen A. Bird fauna in the Finnish forests in relation to forest succession // Ann. Zool. Fenn. 1965. V. 2. Ns 3. P. 153-196.

Harvey P.H., Greenwood P.J., Campbell B. Timing of laying by the Pied Flycatcher in relation to age of male and female parent // Bird Study. 1984. V. 31. Ns 1. P. 57-60.

Harvey P.H., Stenning M.I., Campbell B. Individual variation in seasonal breeding success of pied flycatchers (***Ficedula hypoleuca***) // J. Anim. Ecol. 1985. V. 54. Ns 2. P. 391-398.

Helle P. Habitat selection of breeding birds in relation to forest succession in Northeastern Finland // *Ornis fenn.* 1985. V. 62. Ns 3. P. 113-123.

Hogstad O. Improved breeding success of Fieldfares *Turdus pilaris* nesting close to Merlins *Falco columbarius* // *Fauna norv.* 1982. C. 5. № 1. P. 1-4.

Hogstad O. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus* // *Ibis.* 1987. V. 129. Ns 1. P. 1-9.

Jarvinen A. Effects of exceptionally favourable weather on the breeding of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ibis.* 1982. V. 124. Ns 2. P. 196-198.

Jarvinen A. Habitat selection of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in mountain birch woods in Finnish Lapland // *Ornis Fenn.* 1984. V. 61. Ns 4. P. 113-115.

Jarvinen A. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions // *Auk.* 1986. V. 103. Ns 1. P. 235-237.

Jarvinen A., Linden H. Timing of breeding and the clutch size in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, in Finnish Lapland // *Ornis fenn.* 1980. V. 57. Ns 3. P. 112-116.

ionston D.W., Odum J.E.P. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia // *Ecology.* 1956. V. 37. № 1. P. 50-62.

Jue A. Ground-feeding methods and niche separation in the thrushes // *Wilson Bull.* 1981. V. 93. № 1. P. 112-114.

Karr J.R. Habitat and avian diversity of strip-mined land in east-central Illinois // *Condor.* 1968. V. 70. № 4. P. 348-357.

Karr J.R., Roth R.R. Vegetation structure and avian diversity in several new world areas // *Amer. Natur.* 1971. V. 105. № 945. P. 423-435. Lack D. Ecological isolation in birds. Oxford: Blackwell. 1971. 404 p. Lens L., Dhondt A.A. A study of individual niche shifts demonstrating interspecific competition among tits (*Parus spp.*) during winter // *Belg. J. Zool.* 1990. V. 120. № 1. P. 120.

Lubcke W. Nahrungsuntersuchungen an der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) // *Vogel K. Hefte.* 1975, № 1. S. 82-87.

MacArthur R.H. Environmental factors affecting bird species diversity // *Amer. Natur.* 1964. V. 98. № 903. P. 387-397.

MacArthur R.H., MacArthur J.W., Prier i. On bird species diversity. II. Prediction of Bird Census from Habitat Measurements // *Amer. Natur.* 1962. V. 96. № 888. P. 167-174.

Metzmacher M. Facteurs climatiques et reproduction du pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.) sur le plateau des hautes fagnes // *Can. ethol. appl.* 1982. V. 2. № 1. P. 53-61.

Moreno i. The breeding biology of the wheatear *Oenanthe oenanthe* in south Sweden during three contrasting years // *J. Ornithol.* 1989. V. 130. №~3. P. 321-334.

Ojanen M. Egg development and the related nutrient reserve depletion in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Ann. zool. fenn. 1983. V. 20, № 4. P. 293-300.

Patterson I J. Territorial behaviour and the limitation of population density // Ardea. 1980. V. 68. № 1-4. P. 53-62.

Pianka E.R. The structure of lizard communities // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. № 4. P. 53-74.

Remsen J.V., Jr. and Scott K. Robinson. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats // Studies in Avian Biology. N2 13: "Avian foraging: theory, methodology, and applications". Proceedings of an international Symposium of the Cooper Ornithological Society, December 1988. P. 144-160

Rotenberry J. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? // Ecol. Monogr. 1980. V. 50. № 1. P. 93-110.

Rotenberry J.T., Wiens J.A. Temporal Variation in Habitat Structure and Shrubsteppe Bird Dynamics // Oecologia. 1980. V. 47. N2 1. P. 1-9.

Shugart H.H., James D.A. Ecological succession of breeding bird populations in northwestern Arkansas // Auk. 1973. V. 90. P. 62—77.

Slags void T. The fieldfare *Turdus pilaris* as a key species in the forest bird community // Fauna norv. 1979. C. 2. N2 2. P. 65-69.

Slagsvold T. Habitat selection in birds on the presense of other bird species with special regard to *Turdus pilaris* // J. Anim. Ecol. 1980. V. 49. № 2. P. 523-536.

Smith K.G., MacMahon J.A. Bird communities along a mountain sere: community structure and energetics // Auk. 1981. V. 98. N2 1. P. 8—28.

Sorensen O.J., Hagvar S., Lund E. Nest-box studies on holenesting

Содержание	
ВВЕДЕНИЕ•	3
Глава 1•РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ•	10
Район исследований и особенности его растительности•	10
Типы местообитаний птиц•	11
Динамическая система местообитаний птиц•	21
Методы и материалы орнитологических исследований•	24
Глава 2•БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВО-	
РОБЬИНЫХ ПТИЦ•	32
Сем. жаворонковые•	32
Сем. Трясогузковые•	33
Сем. сорокопутовые•	41
Сем. крапивниковые•	41
Сем. завирушковые•	41
Сем. дроздовые•	42
Сем. славковые•	47
Сем. мухоловковые•	64
Сем. корольковые•	69
Сем. синицевые•	71
Сем. ополовниковые•	78
Сем. пищуховые•	78
Сем. поползневые•	78
Сем. овсянковые•	78
Сем. вьюрковые•	82
Глава 3•ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И РАЗДЕЛЕНИЕ	
РЕСУРСОВ МЕЖДУ НИМИ•	92
Классификация видов по месту и способу охоты (жизненные формы)•	92
Классификация видов по биотопическому распределению•	96
Классификация видов по биотопическому распределению•	96
Использование ресурсов родственными видами•	99
Использование ресурсов видами, обитающими совместно в одном биото-	
пе•	106
Глава 4•ЭКОЛОГИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И МЕХАНИЗМЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ	
ИХ БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ•	114
Мухоловка-пеструшка•	114
Пеночки•	129
Зяблик•	138
Глава 5•СУКЦЕССИИ И БИОТОПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ВО-	
РОБЬИНЫХ ПТИЦ•	144
Видовое разнообразие населения птиц•	145
Участие представителей разных жизненных форм в составе птичьего насе-	
ления•	153
Плотность населения птиц и выравненность распределения обилия меж-	
ду видами•	156
Пространственная структура и организация населения птиц•	158
ЗАКЛЮЧЕНИЕ•	170
ЛИТЕРАТУРА•	175

